ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 85

9

СЕНТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

УДК 581.8

© Д. Р. Баташев, Ю. В. Гамалей

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ ЛИСТА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

D. R. BATASHEV, Yu. V. GAMALEI. SPECIFICITY OF LEAF TERMINAL PHLOEM IN *GENTIANACEAE* SPECIES

Методами электронной микроскопии изучена структура терминальной флоэмы листа у 17 представителей сем. *Gentianaceae*. Терминальная флоэма изученных видов образует определенный структурный ряд по степени продвинутости признаков. Сопоставление структурного диапазона, найденного в этом семействе, с известными вариантами как продвинутой, так и примитивной терминальной флоэмы позволяет в целом рассматривать этот диапазон как ряд последовательных ступеней эволюции апопластного типа. Наиболее примитивная терминальная флоэма, найденная у *Swertia obtusa*, вероятно, ближе всего к анцестральному типу (0). Терминальная флоэма других 12 исследованных видов (*Anagallidium dichotomum, Blackstonia perfoliata, Centaurium* sp., *Gentiana azurea, G. decumbens, G. fischeri, G. macrophylla, G. tenella, Gentianopsis ciliata, Halenia corniculata, Lomatogonium carrintianum, Lisianthus* sp.) сопоставима с примитивным апопластным типом (2А). И еще 4 вида (*Gentiana algida, G. squarrosa, G. uniflora, G. aquatica*) приобретают отдельные продвинутые признаки: их клетки-спутники обладают многочисленными протуберанцами клеточной оболочки, функции которых обычно связывают с интенсификацией апопластной загрузки флоэмы. На этом основании их можно отнести к наиболее продвинутым из числа исследованных видов этого семейства. Несмотря на прогресс в становлении специфического для апопластных растений лабиринта оболочки, даже у этих видов терминальная флоэма оставляет общее впечатление примитивности.

Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, эволюционные ряды, *Gentianaceae*.

В результате сравнительных исследований терминальной флоэмы листа двудольных растений была разработана типология и составлена соответствующая база данных для изученных таксонов. На основании ее анализа сложилось предварительное представление о разнообразии типов терминальной флоэмы и их распределении среди основных порядков и семейств двудольных растений (Гамалей, 1990; Баташев, 1997; Gamalei et al., 1999). Полученные данные показали, что существует 2 направления эволюции терминальной флоэмы, ассоциирующиеся с филогенией так называемых симпластных и апопластных растений. Анцестральный тип выделен как собирательный для множества структурных вариантов, отличающихся нерегулярной структурой пучков и низкой специализацией клеточных элементов. Венчают эволюцию в каждом направлении типы, отработанные почти до уровня стандарта, с высокоспециализированными паренхимными клетками, ситовидными трубками и трахеидами. Выделение промежуточных типов возможно с разной степенью дробности в зависимости от ранга исследуемых таксонов и диапазона структурных вариантов в них. В самом общем виде выделены 4 основных типа флоэмных терминалей, по одному примитивному и продвинутому в каждом направлении (Гамалей, 2000).

Предметом специального сравнительного исследования было распределение типов терминальных пучков в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae* (Gamalei, 1991; Turgeon et al., 1993; Баташев, 1997). Для продвинутых семейств этих подклассов показано преобладание наиболее специализированных типов терминальной флоэмы: 1Б (симпластный тип) для *Verbenaceae, Oleaceae, Lamiaceae, Acanthaceae*, 2Б (апопластный тип) для *Asteraceae, Boraginaceae, Solanaceae.* Ситуация с семействами, лежащими в основании филогенетических линий этих подклассов, менее ясна. С этой целью исследовано более детально разнообразие типов терминальной флоэмы в семействах порядка *Gentianales*, в частности в сем. *Gentianaceae*. В системе магнолиофитов А. Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997), согласно последним его уточнениям, порядок *Gentianales* является исходным для подкласса *Lamiidae*, а сем. *Gentianaceae* — для надпорядка *Solananae*, все таксоны которого имеют в той или иной степени продвинутый апопластный тип. Различия связаны только со степенью развития апопластного лабиринта в клетках-спутниках типа transfer cells. Поэтому можно было предполагать, что и в сем. *Gentianaceae* некоторые структурные особенности этого типа будут иметь начальные проявления. В этом смысле структура терминальной флоэмы у представителей сем. *Gentianaceae* помогла бы составить представление о становлении данного типа терминалей. Эта задача является актуальной и для других подклассов двудольных, где данный тип представлен достаточно широко (*Rosidae, Dilleniidae, Cornidae* — Гамалей, 2000). Данная работа нацелена на исследование ранних этапов эволюции терминальной флоэмы в филогенетических линиях двудольных растений.

Материал и методика

Методами трансмиссионной электронной микроскопии изучено строение терминалей флоэмы листа 17 видов сем. *Gentianaceae*, относящихся к 9 родам. Растения для исследования были взяты из флоры горного Алтая во время экспедиций 1995 и 1998 гг. (1) (*Anagallidium dichotomum* (L.) Griseb., *Gentiana algida* Pall., *G. aquatica* L., *G. decumbens* L. fil., *G. fischeri* P. Smirn., *G. macrophylla* Pall., *G. squarrosa* Ledeb., *G. tenella* Rottb., *G. uniflora* Georgi, *Gentianella azurea* Bunge, *Gentianopsis ciliata* (L.) Ma, *Halenia corniculata* (L.) Cornaz., *Lomatogonium carrintianum* (Wulf.) Reichenb., *Swertia obtusa* Ledeb.), из флоры Северного Кавказа (в районе г. Дагомыс) в летний сезон 1998 г. (2) (*Blackstonia perfoliata* Huds., *Centaurium* sp.), из оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (3) (*Lisianthus* sp.).

Для фиксации использовали закончившие рост листья. Из крупных листьев вырезали образцы размером 3×4 мм, удаленные от края листа и от крупных жилок;

Данные сравнительного анализа терминальной флоэмы *Gentianaceae* в ряду таксонов подкласса *Lamiidae* разного уровня

Структура	Тип 1Б	Тип 1А(0)	*Gentianaceae*	Тип 2А	Тип 2Б
			Терминальная флоэма		
Симметрия	+	–	–	–	+
Число блоков КС/СЭ	1—3	>2	>2	>3	2—3
Соотношение КС/СЭ	1/1	1/1—1/3	1/1—1/2	1/2	1/2
Флоэмная паренхима	–	–	+	+	+
Чередование блоков КС/СЭ и флоэмной паренхимы			–	–	+
Различия между флоэмной паренхимой и обкладкой пучков			–	–	+
			Клетки-спутники		
Плазмодесменные поля	++	+	–	–	–
Протуберанцы оболочки	–	–	+	–(+)	++
Тип пластид	Лкп	Лкп	Лкп	Хлп	Хлп

Примечание. КС — клетка-спутник, СЭ — ситовидный элемент, Лкп — лейкопласт, Хлп — хлоропласт.

мелкие листья фиксировали целиком. По каждому виду материал брали в нескольких повторностях из 3—4 листьев одного возраста. Фиксацию проводили по стандартной методике: 3 %-ным глутаровым альдегидом на фосфатном буфере (pH 7.2) в течение 3 ч и 2 %-ным раствором четырехокиси осмия в течение 16 ч. Срезы получали стеклянным ножом на ультратоме LKB III (Стокгольм, Швеция), окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца. Наблюдения и съемку вели на электронном микроскопе Hitachi 600 (Япония). Для анализа ультраструктуры использовали фотографии 3—5 поперечных срезов 2—4 жилок последнего порядка ветвления.

Тип флоэмных терминалей определяли в результате совокупности анализа следующих признаков: 1) клеточный состав жилок; 2) конфигурация жилок, форма клеток и симметрия пучков; 3) наличие/отсутствие плазмодесменных полей на стенках спутников, общих с клетками мезофилла; 5) наличие/отсутствие протуберанцев оболочки в клетках-спутниках и клетках флоэмной паренхимы; 6) тип пластид в тех же клеточных типах (см. таблицу).

Результаты

Исследование показало, что мелкие жилки всех исследованных представителей сем. *Gentianaceae* обладают рядом общих структурных особенностей: 1) они нерегулярны по форме и асимметричны относительно дорсивентральной оси; 2) даже в наиболее мелких жилках число клеточных элементов ксилемы и флоэмы достаточно велико, не менее нескольких трахеид и не менее нескольких комплексов клетка-спутник/ситовидный элемент (КС/СЭ); 3) численное соотношение ситовидных элементов и спутников не является точно установленным: одинаково часто встречаются ситовидные трубки с 1 и 2 спутниками; 4) флоэма и ксилема не разграничены между собой паренхимными элементами, аналогичными камбиальным клеткам; 5) ксилемная паренхима отсутствует, флоэмная паренхима выражена, однако ее клетки не кажутся сильно отличающимися от клеток обкладки пучка.

По деталям структуры терминальной флоэмы исследованные виды могут быть сгруппированы следующим образом.

1. Наиболее многочисленную группу образуют 12 видов: *Anagallidium dichotomum, Blackstonia perfoliata, Centaurium* sp., *Gentianella azurea, Gentiana decumbens, G. fischeri, G. macrophylla, G. tenella, Gentianopsis ciliata, Halenia corniculata, Lomatogonium carrintianum, Lisianthus* sp. Их спутники относятся к так называемому ординарному типу (ordinary cells), т. е. не имеют ни характерного апопластного лабиринта из выростов клеточной стенки, как у transfer cells, ни множества плазмодесменных полей, как у intermediary cells (табл. I, *б*). Их пластиды представлены лейкопластами, по этому признаку они ближе к intermediary cells. Явно отличающиеся от спутников сильной вакуолизацией, отсутствием симпластических контактов и хорошо развитыми хлоропластами клетки флоэмной паренхимы либо окаймляют флоэму по контуру пучка, либо без определенной системы распределены между спутниками (табл. I, *а*).

2. Вторая по численности группа объединяет 4 вида: *Gentiana algida, G. aquatica, G. squarrosa, G. uniflora.* От первой группы их отличают многочисленные крупные протуберанцы клеточной стенки в клетках-спутниках (табл. II). Наличие протуберанцев на первый взгляд сближает эти спутники с типичными transfer cells. Но эти протуберанцы очень специфические по форме и до сих пор не встречались в других таксонах двудольных. Крупные, протяженные, спирально уложенные и редко ветвящиеся, они больше напоминают спиральные утолщения вторичной оболочки трахеид ксилемы, нежели обычные для transfer cells протуберанцы (табл. II, *б*). Пластиды и в этом типе спутников являются лейкопластами (табл. II, *б*), что также отличает эти клетки от нормальных transfer cells. Клетки флоэмной паренхимы, как и в предыдущей группе растений, либо располагаются в виде флоэмного окаймления, либо случайным образом распределены между рядами комплексов спутник/ситовидный

элемент (табл. II, *а*). На поперечном срезе они отличаются от клеток мезофилла и обкладки меньшими размерами и вытянутой формой, но не ультраструктурой.

3. Вид *Swertia obtusa* не может быть включен ни в первую, ни во вторую группу. Отличительной чертой этого вида от видов обеих предыдущих групп является отсутствие в его мелких жилках клеток флоэмной паренхимы (табл. III, *а*). Клетки-спутники близки к ординарному типу, однотипные, неспециализированные, т. е. и без протуберанцев оболочки, и без плазмодесм; пластиды спутников — лейкопласты (табл. III, *б*).

Обсуждение

Структурный ряд флоэмных терминалей у изученных видов *Gentianaceae*

Согласно полученным данным для терминальной флоэмы 17 изученных видов *Gentianaceae*, все они обладают определенным набором черт примитивности: нерегулярная форма, асимметрия, неопределенный состав и соотношение клеточных элементов, отсутствие специализированных для терминальной флоэмы листа спутников (transfer cells или intermediary cells) и ярко выраженной флоэмной паренхимы. Согласно кодексу примитивности для терминальной флоэмы, изученные виды могут быть выстроены в следующем порядке (рис. 1): наиболее примитивными представляются флоэмные терминали *Swertia obtusa* (рис. 1, *а*); далее идет группа видов (*Anagallidium dichotomum, Blackstonia perfoliata, Centaurium* sp., *Gentiana decumbens, G. fischeri, G. macrophylla, G. tenella, G. ciliata, Gentianella azurea, Halenia corniculata, Lomatogonium carrintianum, Lisianthus* sp.) с терминалями, спутники которых не имеют протуберанцев (рис. 1, *б*); наиболее продвинутыми следует определить 4 вида (*Gentiana algida, G. squarrosa, G. uniflora, G. aquatica*) с протуберанцами в спутниках терминальной флоэмы (рис. 1, *в*). Структура протуберанцев далека от типичной для transfer cells, и ее кажется возможным рассматривать как один из ранних этапов становления transfer cells. По данным А. В. Сюткиной (личное сообщение), аналогичная структура протуберанцев встречается в спутниках терминальной флоэмы *Helianthemum arcticum* (Grosser) Janch. из сем. *Cistaceae* порядка *Violales*, которое также является истоковым для группы семейств, имеющих типичные transfer cells в подклассе *Dilleniidae*. Последовательность типов спутников, наблюдаемая в *Gentianaceae* (рис. 1), кажется хорошо иллюстрирующей эволюцию transfer cells на ранних этапах становления. Та же последовательность изученных видов выстраивается и по признакам дифференцированности флоэмной паренхимы: у *Swertia* она отсутствует,

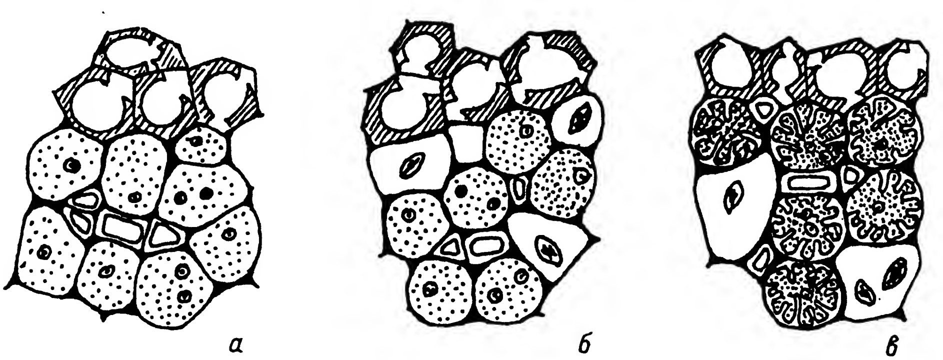


Рис. 1. Структурный ряд флоэмных терминалей у изученных представителей сем. *Gentianaceae*.

а — Swertia obtusa; б — Anagallidium dichotomum, Blackstonia perfoliata, Centaurium sp., *Gentiana azurea, G. decumbens, G. fischeri, G. macrophylla, G. tenella, Gentianopsis ciliata, Halenia corniculata, Lomatogonium carrintianum, Lisianthus* sp.; *в — Gentiana algida, G. aquatica, G. squarrosa, G. uniflora.*

в следующей группе из 12 видов она минимально отличима от спутников, и у 4 наиболее продвинутых видов различия флоэмной паренхимы и спутников столь выражены, что диагностика этих клеточных типов не вызывает проблем (рис. 1).

Исследованные нами виды *Gentianaceae* принадлежат подсем. *Gentianae*, за исключением *Lisianthus* sp., относящегося к подсем. *Potaliae* (Тахтаджян, 1987). Два подсемейства — *Heliae* и *Voyriae* — не были охвачены нашим исследованием. В литературе также нет данных о строении терминальной флоэмы видов, относящихся к данным таксонам. Но даже на основании этой неполной информации можно предположить, что в сем. *Gentianaceae* доминирует примитивный апопластный тип терминальной флоэмы (2А). Протуберанцы оболочки в клетках-спутниках пока обнаружены только в роде *Gentiana*. В связи с описанными особенностями терминальной флоэмы следует обратиться к взаимоотношениям этого семейства с теми семействами порядка *Gentianales*, где встречается продвинутый вариант transfer cells.

Положение сем. *Gentianaceae* в «апопластном» ряду эволюции терминальной флоэмы

Полученный материал характеризует все изученные виды *Gentianaceae* как весьма примитивные. При сравнении терминальной флоэмы *Gentianaceae* и семейств, высокоспециализированных в отношении симпластной (тип 1Б — *Acanthaceae, Lamiaceae, Gesneriaceae*) либо апопластной (тип 2Б — *Asteraceae, Boraginaceae, Solanaceae*) загрузки, очевидна анцестральность *Gentianaceae* для подклассов *Lamiidae* и *Asteridae* в целом (см. таблицу; рис. 2). Признаки, характерные для продвинутых апопластных таксонов, такие как протуберанцы оболочки спутников, клетки флоэмной паренхимы, уже намечены, но на самом начальном этапе становления. Различия терминальной флоэмы *Gentianaceae* и примитивного симпластного (1А) типа, представленного в семействах *Araliaceae, Fagaceae, Moraceae, Salicaceae*, также уже выражены. У большинства представителей *Gentianaceae* клетки-спутники в мелких жилках соседствуют с более или менее четко выраженными клетками флоэмной паренхимы. В примитивном симпластном типе клетки флоэмной паренхимы отсутствуют. Отношение КС/СЭ в примитивном симпластном типе варьирует в пределах 1/1—1/3, у *Gentianaceae*, как и в продвинутом апопластном типе, оно приближается к 1/2 (см. таблицу). Кроме того, для типа 1А характерны довольно многочисленные (до 10 на поперечный срез клетки-спутника) небольшие (из 5—10 плазмодесм) плазмодесменные поля, соединяющие клетки-спутники с клетками обкладки пучка. В спутниках изученных видов *Gentianaceae* плазмодесмы встречаются очень редко: лишь у *Centaurium* sp. и *Lisianthus* sp. обнаружены небольшие группы из нескольких плазмодесм.

Клетки-спутники в жилках представителей *Gentianaceae* наряду с примитивными признаками имеют и ряд продвинутых. Пластиды клеток-спутников *Gentianaceae* представлены исключительно лейкопластами. Такой же тип пластид известен для всей симпластной линии (см. таблицу), причем ее истоки слабо изучены. Со спутниками апопластной линии сходств значительно больше. И как наиболее важный признак для отнесения терминальной флоэмы *Gentianaceae* к этой линии следует рассматривать наличие у нескольких видов (*Gentiana algida, G. aquatica, G. squarrosa, G. uniflora*) обширной по величине, но примитивной по организации и подвижности системы протуберанцев. По совокупности признаков терминальную флоэму всех изученных представителей сем. *Gentianaceae* следует отнести к примитивному апопластному (2А) типу (асимметричность в расположении блоков КС/СЭ, значительное количество клеток даже в наиболее мелких жилках, нерегулярность и «беспорядочность» чередования спутников с клетками флоэмной паренхимы, слабая дифференциация флоэмной паренхимы, образование протуберанцев клеточной оболочкой спутников только небольшим числом видов). Найденные среди видов различия характеризуют структурный диапазон этого типа и возможности более дробного деления на подтипы. Терминальная флоэма такого уровня специализации и с таким

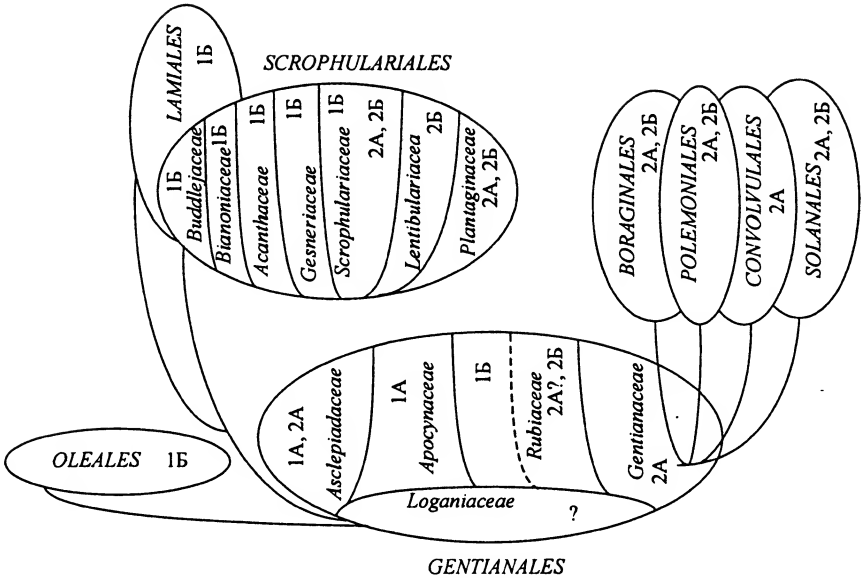


Рис. 2. Распределение типов терминальной флоэмы, выделенных по Gamalei et al. (1999), среди основных порядков подкласса *Lamiidae* согласно системе магнолиофитов А. Л. Тахтаджяна (1987).

же примерно структурным диапазоном найдена и у представителей семейств, занимающих аналогичное положение в основании других подклассов (предварительные данные А. В. Сюткиной для представителей семейств *Rosaceae, Brassicaceae, Saxifragaceae*, устное сообщение). Основное отличие терминальной флоэмы видов *Gentianaceae* от той, которая описана для видов перечисленных семейств, относится к структуре пластидного аппарата клеток-спутников: у представителей *Gentianaceae* это лейкопласты, а у представителей *Rosaceae, Brassicaceae, Saxifragaceae* — чаще хлоропласты.

Материалы, полученные для видов *Gentianaceae*, показывают, что протуберанцы клеточной оболочки в клетках-спутниках появляются иногда на сравнительно низких уровнях организации терминальной флоэмы листа двудольных растений. Это не только не компрометирует, а скорее усиливает и диагностическое, и филогенетическое значение этого признака для разграничения примитивных и продвинутых типов в апопластном ряду. Структура протуберанцев у *Gentianaceae* очень специфична. Скорее всего, она отражает один из ранних рецидивов появления этого признака в эволюции терминальной флоэмы, когда структура апопластного лабиринта еще не сложилась окончательно. Аналогичная структура уже найдена у представителей *Cistaceae*, и можно предположить, что она будет найдена в ряде других таксонов, лежащих на одном уровне с *Gentianaceae*. Параллельное возникновение этого признака в таксонах одинакового уровня различных подклассов подтверждает общую закономерность становления данного типа терминальной флоэмы.

Наличие протуберанцев в клетках-спутниках многих родов *Solanaceae, Boraginaceae, Polemoniaceae* (тип 2Б, рис. 2) является характерным, но необязательным признаком их терминальной флоэмы. Закономерности его встречаемости среди этих семейств (Pate, Gunning, 1969; Gamalei, 1989; Sjutkina et al., 1996) еще раз подтверждены нами. По общей схеме организации терминальная флоэма в этих таксонах несомненно принадлежит к продвинутому апопластному типу. Очевидно сходство организации терминальной флоэмы у представителей семейств *Solanaceae, Boraginaceae, Polemoniaceae*. Указанная группа семейств представляет завершающий этап эволюции терминальной флоэмы закрытого типа. Их флоэмные терминали — это высокоспециализированные структуры. И если в них иногда минимально развит один из прогрессивных признаков (протуберанцы клеточной оболочки спутников), это не меняет общего впечатления продвинутости по совокупности всех признаков.

Наличие или отсутствие протуберанцев у конкретных представителей этих семейств или в конкретных экологических условиях, скорее всего, следует рассматривать как количественный признак, отражающий интенсивность транзита сахаров через клетки-спутники. Экспериментально показано, что у некоторых видов этих семейств развитие протуберанцев в оболочке может быть стимулировано изменениями факторов среды (*Nicotiana*: Inamdar, Murthy, 1981). Представители *Gentianaceae*, так же как и других анцестральных для соответствующих подклассов семейств, демонстрируют ранние этапы становления апопластного типа. Поэтому здесь возможно появление какого-либо одного более прогрессивного признака (образование протуберанцев или развитие хлоропластов в клетках-спутниках) на фоне общей примитивности. Эти факты согласуются с представлениями о гетеробатмии признаков, в том числе и среди относительно примитивных таксонов (Тахтаджян, 1970).

Близкое родство *Gentianaceae* с корневым для подкласса сем. *Loganiaceae* (Тахтаджян, 1987) не исключает обнаружения в последнем примитивного симпластного типа терминальной флоэмы. В порядке *Rubiales* есть несколько таксонов с продвинутым симпластным типом (тип 1Б, рис. 2). К сожалению, нам не удалось пока исследовать ни одного представителя сем. *Loganiaceae*. Исследование представителей этого семейства в будущем возможно подтвердит правильность этого предположения. На материале видов сем. *Loganiaceae* в таком случае можно будет увидеть еще более анцестральный уровень, иллюстрирующий первые шаги дивергентной эволюции терминальной флоэмы в симпластном и апопластном направлениях.

Авторы пользуются возможностью выразить благодарность Р. В. Камелину, А. И. Шмакову, Ю. А. Иваненко за помощь в сборе и определении растений.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 59-04-11043а и № 98-04-49892).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баташев Д. Р. Сравнительная анатомия флоэмных терминалей листа в подклассах *Lamiidae* и *Asteridae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 23 с.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 34—49.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 145 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Gamalei Yu. V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review // Trees. 1989. Vol. 3. N 2. P. 96—110.

Gamalei Yu. V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs // Trees. 1991. Vol. 5. N 1. P. 50—64.

Gamalei Yu. V., Pakchomova M. V., Sjutkina A. V. et al. Carbohydrate transport and storage in leaf tissues of dicots // Intern. Conf. Assim. Transp. Partit. Newcastle, Australia, 1999. P. 111.

Inamdar I. A., Murthy G. S. R. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in angiosperm leaves — a taxonomic and morphological survey // Protoplasma. 1969. Vol. 68. N 2. P. 135—156.

Sjutkina A. V., Pakchomova M. V., Batashev D. R., Gamalei Yu. V. Location of the cell wall ingrowths in leaf of minor vein in relation to the direction of transport fluxes // Abstr. 10th FESPP Congr. Florence, Italy, 1996. S13—01. P. 178.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997.

Turgeon R., Beeb D. U., Gowan E. The intermediary cell: Minor-vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the *Scrophulariaceae* // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446—456.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 I 2000

SUMMARY

The structure of leaf terminal phloem in 17 species of *Gentianaceae* family has been studied by electron microscopy. Structure of terminal phloem of studied species was described and analyzed. Structural row observed in this family was compared with well-known primitive and advanced structural variants of terminal phloem. As a result the range of *Gentianaceae* structural variations is described as a sequence of apoplastic type evolutionary development.

Terminal phloem of *Swertia obtusa* is the most primitive and probably the most related to ancestral (0) type. Terminal phloem of another 12 species studied — *Anagallidium dichotomum, Blackstonia perfoliata, Centaurium sp., Gentiana azurea, G. decumbens, G. fischeri, G. macrophylla, G. tenella, Gentianopsis ciliata, Halenia corniculata, Lomatogonium carrintianum, Lisianthus sp.* — is comparable with primitive apoplastic type (2A). Other 4 species — *Gentiana algida, G. squarrosa, G. uniflora, G. aquatica* — have a special advanced feature numerous cell wall ingrowths in companion cells. Development of cell wall ingrowths is connected with intensity of phloem loading from the apoplast. These species are the most advanced on this feature among *Gentianaceae*. In spite of the progress in establishment of cell wall ingrowths specific for apoplastic species, the terminal phloem of these species seems to be rather primitive.

УДК 582*

© Г. Г. Оганезова

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВ *TRILLIACEAE, SMILACACEAE, HERRERIACEAE, TECOPHILAEACEAE, DIOSCOREACEAE* И ОБЪЕМ И ФИЛОГЕНИЯ ПОРЯДКА *ASPARAGALES* (ПО ДАННЫМ СТРУКТУРЫ СЕМЯН)

G. H. OGANEZOVA. SYSTEMATIC POSITION OF THE *TRILLIACEAE, SMILACACEAE, HERRERIACEAE, TECOPHILAEACEAE, DIOSCOREACEAE* FAMILIES AND THE VOLUME AND PHYLOGENY OF THE *ASPARAGALES* (BASED ON THE SEED STRUCTURE)

На основании изучения структуры семени обосновывается объем порядка *Asparagales* надпорядка *Asparaganae* sensu Oganezova (Оганезова, 1989). Из числа изученных таксонов в его состав включаются семейства *Asparagaceae* s. l., *Luzuriagaceae, Dracaenaceae* s. l., *Hypoxidaceae, Phormiaceae, Blandfordiaceae, Herreriaceae, Smilacaceae*. Полученные данные позволяют согласиться с выделением сем. *Trilliaceae* в самостоятельный порядок *Trilliales*. Сем. *Dioscoreaceae* выделяется в порядок *Dioscoreales* надпорядка *Dioscoreanae*. Объем сем. *Tecophilaeaceae* остался неясным, но по данным структуры семени признана его близость с родством спаржевых — пор. *Tecophilaeales* включен в надпорядок *Asparaganae* наряду с порядками *Asphodelales, Asparagales* и *Trilliales*.

Ключевые слова: *Asparagales, Asparaganae, Dioscoreanae*, филогения.

В предыдущей публикации (Оганезова, 2000) мною представлено достаточно аргументированное мнение в пользу более широкого, чем это принято многими другими современными исследователями (Huber, 1969; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997), понимания объема сем. *Asparagaceae*. Там же изложены история вопроса и основные проблемы, связанные с этой группой родства. Вот узловые моменты этой дискуссии.

Спаржевые признавались в качестве самостоятельного семейства еще J. Lindley (1853), что было принято J. G. Baker (1875). Но объем этой группы в их представлении был весьма спорным. В ее состав наряду с собственно спаржевыми включались роды из драценовых, луковых, формиевых в их современном понимании.

Система лилейных A. Engler (Engler, Prantl, 1888) получила такое широкое и многолетнее признание среди ботаников, что попытка J. P. Lotsy (1911) внести коррекцию в представления о группах родства однодольных прошла почти незамеченной. H. Huber (1969), опираясь на данные структуры семян, повторил попытку Lotsy. Он раздробил семейство лилейных в понимании Энглера на множество более мелких самостоятельных семейств. Некоторые из них сходны с таковыми у Lotsy (1911). Более того, огромное сем. *Liliaceae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888) вместе с некоторыми другими таксонами было разделено им на отдельные порядки. Huber номенклатурно не узаконил предложенные им таксономические перестройки, но поскольку именно в эти годы однодольные стали объектом большого внимания систематиков, гипотеза Huber стала в центре дискуссии по однодольным. А после публикации R. Dahlgren и H. Clifford (1982), которые во многом следовали Huber, новые представления о лилейных стали свершившимся фактом. Все дальнейшие разработки касаются уточнения объема семейств, выделенных из *Liliaceae* sensu Engleri и близких к ним *Amaryllidaceae, Iridaceae* и некоторых других, а также их родственных связей, т. е. установления границ порядков, надпорядков и других крупных таксонов. Одним из таких новых порядков, предложенных Huber, является пор. *Asparagales*. В его состав, согласно Huber (1969), входят *Asparagaceae, Ruscaceae, Rhipogonaceae, Smilacaceae, Philesiaceae, Luzuriagaceae, Petermanniaceae, Convallariaceae, Dracaenaceae, Nolinaceae, Herreriaceae*. Этот объем примерно соответствует подсемействам *Asparagoideae, Ophiopogonoideae, Luzuriagoideae, Herrerioideae, Smilacoideae, Dracaenoideae* сем. *Liliaceae* sensu Engleri. Dahlgren с соавт. (1985) расширяют объем порядка, включая в его состав кроме вышеперечисленных семейств (иногда понимаемых более дробно) также семейства *Asteliaceae, Hanguanaceae, Dasypogonaceae, Calestasiaceae, Blandfordiaceae, Xanthorrhoeaceae, Agavaceae, Hypoxidaceae, Tecophilaeaceae, Cyanastraceae, Eriospermaceae, Ixioliriaceae*. А. Л. Тахтаджян (1987) кроме собственно спаржевых в пор. *Asparagales* включил семейства *Dracaenaceae, Nolinaceae, Herreriaceae, Asteliaceae, Hanguanaceae*. Впоследствии (Takhtajan, 1997) объем порядка был расширен за счет признания самос- оятельности некоторых семейств и включения новых таксонов, таких как *Ophiopogonaceae, Blandfordiaceae, Dianellaceae, Doryanthaceae, Asphodelaceae, Aloeaceae, Anthericaceae, Aphyllanthaceae*.

R. P. Thorne (1992) принимает этот порядок примерно в том же объеме, что и Dahlgren с соавт. (1985).

Многие из вышеперечисленных таксонов мною изучены. Данные сравнительно- натомического исследования плодов и семян позволили мне объединить в пор. *sparagales* такие семейства, как *Asparagaceae* s. l., *Luzuriagaceae, Dracaenaceae* s. l., *Hypoxidaceae, Phormiaceae* s. l., *Blandfordiaceae, Smilacaceae, Trilliaceae*. Сем. *As- hodelaceae* s. l., по полученным данным, оказалось очень близким к семействам *Amaryllidaceae* и *Hyacinthaceae*, и эти таксоны объединялись в пор. *Asphodelales*. Сем. *Dioscoreaceae* выделилось в самостоятельный пор. *Dioscoreales* (Оганезова, 989).

Настоящая работа является еще одной попыткой уточнения объема пор. *Aspara- ales* в связи с привлечением новых данных по некоторым спорным группам этого одства. Изучены представители семейств *Trilliaceae* (*Trillium* L.), *Smilacaceae* (*Smilax* L.), *Dioscoreaceae* (*Dioscorea* L., *Tamus* L., *Borderea* Miegeville), *Herreriaceae* *Herreria* Ruiz. et Pav.), *Tecophilaeaceae* (*Lanaria* Ait., *Walleria* J. Kirk.). Данные по тдельным родам этих семейств — *Paris, Odontostomum* — публиковались ранее Оганезова, 1981а, 1987б), но привлечены к сравнению и в этой работе. Все эти семейства относятся к олиго- и монотипным, а изученные роды являются ключевыми ля них. Только представленность сем. *Tecophilaeaceae* недостаточно удовлетворительна. Но, учитывая редкость в коллекциях представителей этой группы, я сочла озможным привлечь к обсуждению и этот материал. Ранее проведенные исследования позволяют сравнить структуру семян в вышеназванных семействах и в семействах *anthorrhoeaceae, Asphodelaceae, Dracaenaceae, Agavaceae, Asteliaceae, Phormiaceae, Hypoxidaceae, Amaryllidaceae, Blandfordiaceae, Hyacintaceae, Taccaceae* (Оганезова, 982, 1987а, б, 1990, 1995).

Е. Н. Немирович-Данченко (1985) в справочном издании «Сравнительная анато- ия семян» на основании оригинальных и литературных данных дает обобщенное писание особенностей семени для семейств *Herreriaceae, Tecophilaeaceae*. Сходная абота сделана В. И. Трифоновой (1985) для сем. *Trilliaceae*, Г. А. Комар (1985) — ля сем. *Smilacaceae*, Л. Р. Петровой и Л. К. Сафиной (1985) — для сем. *Dioscoreaceae*. Эти материалы подробно освещены в тексте. В настоящей работе использо- лась обычная методика изучения семян (и плодов). Материалом служили плоды и мена живых растений, собранные в природе или взятые из коллекций ботанических дов, гербарные образцы, а также присланные по обменным каталогам. Происхож- ние материала приводится в тексте. Для семян, полученных по делектусам, полная итация производится только при первом упоминании, далее указывается только год дания делектуса.

Результаты исследований

Trillium. Один из 4 родов сем. *Trilliaceae.* Виды этого рода (их около 30) произрастают в тенистых сырых лесах. Ареал рода *Trillium* охватывает области от Западных Гималаев до Японии, Камчатки и Северной Америки; на восточноазиатскую часть ареала приходится лишь 5 видов (Takahashi, 1983). Плод ягода или коробочка. По наблюдениям M. Mesler, L. Karen (1983), проведенным в Калифорнии над *Trillium ovatum*, мирмекохорный способ распространения, характерный для видов рода, недостаточен для расширения ареала. В теплых сухих местообитаниях муравьи охотно растаскивают семена Trillium, но элайосом при переноса отрывается от семени, и потому большинство семян остается вблизи материнских особей. В более холодных тенистых садах, где муравьи отсутствуют, семена распространяются более пассивным образом. Банановый слизень, поедающий элайосом, выбивает семена из плодов, ударяя их о землю. Авторы делают вывод о вторичности местообитаний видов Trillium в тенистых холодных лесах, так как здесь мирмекохория не могла эволюировать. Этот вывод противоречит выводу R. Berg (1958), который считает, что плод коробочка, в котором элайосом семян *Trillium* получает наибольшее развитие, вторичен не только для рода, но и для сем. *Trilliaceae* вообще. Huber (персональное сообщение Dahlgren et al., 1985, стр. 132), опираясь на работу Berg (1958), пришел к выводу о первичности плода ягода для всего родства спаржевых — пор. *Asparagales.*

Изучены: нотарктические виды *T. sessile* L., *T. cernuum* L., *T. nivale* Riddell, *T. stylosum* Nutt. — все образцы из Великобритании, Данди (Scotland, Dundee Bot. Gard. Index. Seminum, 1979); атлантическо-североамериканский вид *T. erytrocarpum* Michx. — Россия, Москва (Список семян ГБС, 1980); Норвегия, Осло (Ind. Sem. Bot. Gard. Univ. of Oslo, 1980); североамериканский вид *T. tschonoskii* Maxim. — Германия, Берлин (Humbold-Univ. In-t Biol. Speziella Bot. und Arboretum Ind. Sem., 1986); сахалино-хоккайдский *T. kamtschatcense* Ker-Gawl. — Россия, Южносахалинск (Бот. сад, Список семян, 1982).

По данным Berg (1962), род характеризуется многочисленными крассинуцеллятными, двупокровными семязачатками, подобными таковым у видов *Paris* (Оганезова, 1981а).

У изученных видов плод ягода с многочисленными семенами. Зрелые семена продолговатые, с боков сплюснутые со сглаженными ребрами, светло-коричневые с небольшим ариллоидом вдоль рафе. Спермодерма — производное обоих интегументов (рис. 1, *А*). Экзотеста из тангентально удлиненных, овальных клеток с утолщенными клеточными стенками. Близ рафе мезотеста разрастается в крупноклеточную ткань ариллоида. В его клетках отмечены капли масла, стилоиды. Число слоев тесты здесь достигает 8—9. Эндотеста также состоит из тангентально вытянутых клеток с утолщенной наружной клеточной стенкой, в которой накапливаются флобафены. Тегмен из 2 слоев узких сжатых клеток, в клеточных стенках и полостях которых отмечены флобафены. Кутикулы тонкие. Структура эндосперма та же, что у видов *Paris*, представлена клетками с незначительно утолщенными стенками, напоминающими уголковую колленхиму, пор почти нет. Запасаются главным образом белки, есть следы масел. Крахмал, о котором сообщали Huber (1969) и Трифонова (1985), не обнаружен. Зародыш недифференцированный (Оганезова, 1993).

Smilax. Основной род сем. *Smilacaceae.* Объем последнего почти не дискутируется. Еще Engler (Engler, Prantl, 1888) выделял подсем. *Smilacoideae*, содержащее роды *Smilax, Heterosmilax, Rhipogonum.* Huber (1969) род *Rhipogonum* выделяет в отдельное сем. *Rhipogonaceae.* W. Schulze (1982) принимает этот объем смилаксовых, тогда как Тахтаджян (Takhtajan, 1980) возвращается к объему семейства в понимании Энглера, что было принято Dahlgren с соавт. (1982, 1985). Позже Тахтаджян (1987; Takhtajan, 1997) исключает *Rhipogonum* из состава сем. *Smilacaceae.*

330 видов рода *Smilax* распространены в тропиках и субтропиках; выделяются центры видового многообразия в Восточной Азии и Америке (Оганезова, 1991; Noltie,

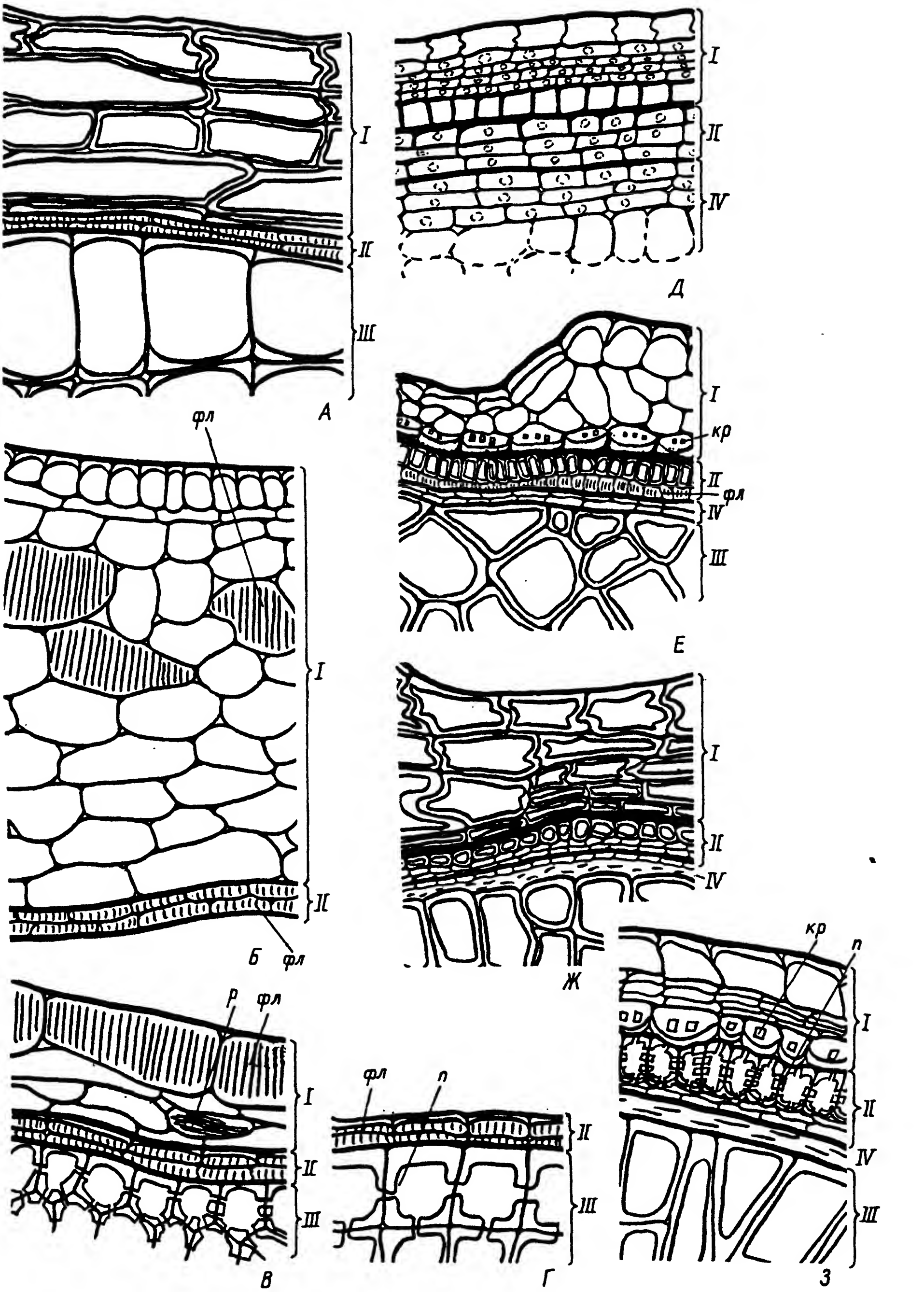


Рис. 1. Схематическое изображение анатомической структуры фрагментов семенной кожуры недозрелого (*В*, *Д*) и зрелого (*А—Б*, *Г*, *Е—З*) семени.

А — *Trillium undulatum*; *Б* — *Smilax smalii*; *В*, *Г* — *S. kraussiana*; *Д*, *Е* — *Dioscorea caucasica*; *Ж* — *Borderea pyrenaica*; *З* — *Tamus communis*. *А—З* — × 280. *I* — теста, *II* — тегмен, *III* — эндосперм, *IV* — нуцеллус; *кр* — кристаллы оксалата кальция, *п* — поры, *р* — рафиды, *фл* — флобафены.

1994). Как и все настоящие лианы, виды *Smilax* привязаны к лесным группировкам. Изучены: североамериканские виды *S. hispida* Muhl. — США, Мичиган, Лансинг (W. J. Beal Bot. Gard. Michigan State Univ. Ind. Sem., 1982); *S. glauca* Walt. — USA, Lousiana, 12 XI 1974, Robert Martin, ERE 52732; *S. smallii* Morong — там же, ERE 53581; североамериканско-японский *S. herbacea* L. — США, Мичиган, Лансинг (Ind. Sem., 1982); южноафриканский вид *S. kraussiana* Meissn. — Бельгия. Льеж (Jard. Bot. L'Univ. de Liege Ind. Sem., 1979); Мозамбик, Мапуту (Mondache Univ. Bot. Gard. Ind. Sem., 1980); эвксинский *S. excelsa* L. fil. — Армения, Иджеванский р-н, правый борт р. Агстев. 7 IX 1958, Я. Мулкиджанян, ERE 30300; Азербайджан, Талыш, Гирканский заповедник, В. Аветисян, ERE 13106; *S. aspera* L. — Южная Франция, окр. Нима, 17 IV 1944, С. Наринян, ERE 13108; Riryath-Anavin, near Yerusalem, N. Feinbrun, ERE 7054 — ареал этого вида охватывает Средиземноморье, Эфиопию, Гималаи и Цейлон, что, по мнению P. H. Davis (1984), является необычной дизъюнкцией; восточноазиатский вид *S. china* L. — Япония, Кошигайя и Сендай (Aritaki Arboret. Koshigaya Ind. Sem., 1980; Bot. Gard. Tohuku Univ. Sendai Ind. Sem., 1980).

Плод 3-гнездная ягода. Вызревают 2, реже 1 или 3 семени. Наружные 3—4 слоя оболочки плода, включая эпидерму, составлены овальными клетками со вторичными утолщениями стенок типа уголковой коленхимы. Клеточные полости заполнены зернистым красновато-коричневым содержимым. Интересно отметить, что в клетках недозрелых плодов зернистость не отмечается. Следующие 5—6 слоев более крупноклеточные, бесцветные, часто с разрушенными клеточными стенками. Встречаются очень крупные идиобласты с рафидами. Выстилающая эпидерма из мелких, тангентально вытянутых клеток с сильно утолщенными клеточными стенками. Проводящие пучки в центральной части плода вместе с клетками обкладки (заполненными красновато-коричневым содержимым) образуют треугольный контур, резко выделяющийся среди паренхимы плода. Септальные нектарники не обнаружены. У *S. smallii* в 2 самых внутренних слоях перикарпия отмечено красновато-коричневое содержимое.

Семязачатки атропные, двупокровные (Комар, 1985). Покровы недозрелого семени являются производными обоих интегументов. Число слоев клеток наружного интегумента меняется от 10 (*S. smallii* — рис. 1, *Б*) до 4 (*S. kraussiana* — рис. 1, *В*). Клетки экзотесты варьируют от небольших, изодиаметрических с утолщенной наружной стенкой (*S. smallii*) до более крупных, прямоугольных, без выраженных утолщений, но с флобафенами (*S. kraussiana*). Мезотеста из паренхимных клеток, среди которых могут встречаться клетки с флобафенами (рис. 1, *Б*) или с рафидами (рис. 1, *В*). Тегмен 2-слойный, клетки заполнены флобафенами. Кутикулы, особенно межинтегументальная и подстилающая, толстые.

Зрелые семена шаровидные или яйцевидные, желто-коричневого или красновато-коричневого цветов. Мягкие ткани тесты разрушаются и слущиваются вместе с перикарпием. Семя покрыто только тегменом (рис. 1, *Г*). Клетки экзотегмена небольшие, с утолщенными наружными клеточными стенками, эндотегмен из тангентально вытянутых немного более крупных клеток. Клеточные полости обоих слоев заполнены флобафенами (по данным Комар, 1985, тегмен в зрелом семени теряет структуру). Эндосперм мощный, клетки со значительным пористым утолщением стенок, в нем запасаются жиры и белки. Зародыш небольшой, более или менее дифференцированный (Оганезова, 1993).

Dioscorea. Основной род сем. *Dioscoreaceae*, включающего роды *Dioscorea, Borderea, Testudinaria, Rajania, Tamus* (Huber, 1969; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987), а по мнению других авторов, и роды *Stenomeris* и *Petermannia* (Pax, 1888; Knuth, 1930). Поскольку спорной является только триба *Stenomerideae* sensu Pax (1888), то чтобы не вдаваться в дискуссию, в качестве представителей семейства обсуждаются только роды из трибы собственно диоскорейных (*Dioscorea* inc. *Testudinaria, Borderea, Tamus*).

Род *Dioscorea* насчитывает около 600 видов, распространенных в тропиках и субтропиках. Это травянистые лианы. Изучены: колхидский вид *D. caucasica* Lipsky — Кавказ, Новый Афон, 1 XI 1822, В. Липский, ERE 20266; Литва, Каунас (Список семян Бот. сада Гос. ун-та, 1980); Грузия, Тбилиси, коллекция Бот. сада Ин-та ботаники АН ГССР; японский вид *D. nipponica* Makino — Украина, Киев (ЦБС АН УССР, Список семян, 1980); Россия, Москва (Список семян ГБС, 1981); маньчжурские виды *D. polystachya* Turcz. — Литва, Каунас (Список семян, 1980); *D. quinqueloba* Thunb. — Япония, Тсукуба (Medical Plant Research Station Nat. Inst. of Health Tsukuba Ind. Sem., 1980, 1981); Швеция, Стокгольм (Delectus Sporarum Seminun Fructurum Hort. Bot. Bergianus, 1981; *D. tokoro* Makino — Япония, Тсукуба и Сендай (In. Sem., 1982; In. Sem., 1984); балканский вид *D. balcanica* Kos'amin — Югославия, Любляна (Delec. Sem. Hort. Bot. Univ., 1981); капский вид *D.* (*Testudinaria*) *sylvatica* Kunth — Швейцария, Цюрих (Bot. Gard. Univ. Zurich Ind. Sem., 1986).

Плод крылатая, локулицидная коробочка. В тканях отмечены идиобласты с рафидами, выстилающая эпидерма выделяется утолщенными стенками клеток.

Известно, что в 3-гнездной нижней завязи с центрально-угловой плацентацией развиваются 3 (реже 6) 2-интегументальных, крассинуцеллятных (нуцеллус 3—4-слойный) семязачатка. Внутренний интегумент начинает дифференцироваться раньше наружного. Есть гипостаза, которая сохраняется в зрелом семени (Rao, 1951, 1953; Юрцева, Юрцев, 1975).

Семенная кожура недозрелого семени (рис. 1, *Д*) представлена экзотестой из слегка радиально вытянутых или почти изодиаметрических клеток, 3—4 слоями паренхимных клеток мезотесты (в крыловидной части их больше). Эндотеста из тангентально вытянутых или изодиаметрических клеток с незначительно утолщенными клеточными стенками, окрашенными в коричневый цвет. Тегмен 3-слойный. Его наружный слой составлен тангентально ориентированными прямоугольными клетками с утолщенными наружной и антиклинальными стенками, также с коричневым пигментом. Два других слоя состоят из непигментированной паренхимы. К ним примыкают 1—2 слоя нуцеллуса, который в рафе и антирафе более многослойный; кутикулы тонкие.

Зрелое семя овальное, крылатое, желто-коричневого цвета, есть виды с односторонне развитым крылом — только в области рафе (*D. sylvatica*). Структура зрелого семени отличается следующими особенностями. Все клетки тесты, кроме эндотесты, несут следы радиального сжатия и частичной деструкции. Экзотеста (рис. 1, *E*) из клеток с утолщенной наружной стенкой. В клетках эндотесты утолщена внутренняя клеточная стенка (у *D. tokoro* не утолщена). Эндотеста — это кристаллоносный слой, но кубические монокристаллы оксалата кальция есть не во всех клетках и не у всех изученных образцов. Видовая специфика этого признака, отмечаемая Петровой и Сафиной (1985), не подтвердилась. Клеточные стенки всех слоев тесты пигментированы флобафенами. Экзотегмен из изодиаметрических или немного тангентально ориентированных клеток с мелкопористым утолщением клеточных стенок, окрашенных в темно-желтый цвет. Следующие 1(2) слоя тегмена — паренхимные клетки с флобафеновым содержимым. Однако 2-й и 3-й слои тегмена сохраняются не у всех видов и не во всех частях семени. У *D. nipponica* и *D. quinqueloba* местами отмечено сохранение только экзотегмена. Межинтегументальная кутикула толстая, остальные кутикулы тонкие. Остатки нуцеллуса отмечаются почти у всех видов (у *D. tokoro* его дериваты сохраняются только в рафе). Эндосперм немногослойный, с утолщенными клеточными стенками, содержит жиры и белки.

Borderea. Обычно рассматривается как монотипный род, эндемичный для лесов Центральных Пиренеев, но во «Flora Europaea» (Heywood, 1980) для этого региона приводятся 2 вида. Изучен *B. pyrenaica* Bub. et Borde're — Германия, Мюнхен (Bot. Gart. München Samen und Sporen Verzeichnis, 1981; в делектусе было отмечено, что семена собраны из естественных местообитаний в Центральных Пиренеях). Зрелое семя овальное, коричневого цвета, с развитыми ребрами. Спермодерма сформирована обоими интегументами. Экзотеста составлена клетками с немного утолщенными стенками, тонкой кутикулой, в них отмечены масла. Мезотеста из 2(4) слоев сжатых (в ребрах — овальных) клеток с несколько утолщенными клеточными стенками. Клетки эндотесты ориентированы тангентально. Клеточные стенки всех слоев тесты окрашены флобафенами. Межинтегументальная кутикула толстая. Экзотегмен составлен толстостенными (типа склереид) бесцветными клетками. Мезо- и эндотегмен из паренхимных клеток. Подстилающая кутикула тонкая. Сохраняются 1—2 слоя нуцеллуса. Эндосперм подобен таковому у видов *Dioscorea* (рис. 1, *Ж*).

Tamus. Средиземноморский олиготипный род (5 видов). Встречается на Канарских о-вах, Мадейре, в Европе, по всему Средиземноморскому бассейну вплоть до Кавказа и Ирана. Изучен наиболее распространенный вид *T. communis* L. — Армения, Ноемберянский р-н, развалины с. Ахски, 14 VI 1970, Я. Мулкиджанян, ERE 94292; Армения, окр. Иджевана, 24 IX 1953, Я. Мулкиджанян, ERE 651551; Армения, circa Kara Hilisa (Zangezur), 15 VIII 1929, Schelkovnikov, ERE 25554; Армения, Кафанский р-н, платановая роща близ с. Цав, 21 VIII 1980, Г. Оганезова; Аджария, Батуми, Ботанический сад, 15 VII 1983, А. Сагателян; Армения, Иджеванский р-н, окр. с. Ачаджур, лес близ храма Макараванк, 10 V 1987, Г. Оганезова; Венгрия, Будакалач (Bot. Gard. In-te Med. Plant Ind. Sem., 1980); Франция, Париж (Ind. Sem. Musaei Parisiensis, 1979). А. А. Гроссгейм (1940) называют этот вид колхидским, имея в виду его приуроченность к лесам, близким к реликтовым. Учитывая его ареал, его правильнее называть средиземноморским.

Завязь нижняя, 3-гнездная, с многочисленными головчатыми, многоклеточными железистыми волосками на ее поверхности. Маргинальные участки верхней (бесплодной) части колонки завязи покрыты железистым эпителием. Плод ягода. В его паренхиме развиваются многочисленные идиобласты с рафидами. Граница между тканями завязи и частей околоцветника сохраняется. В области перегородок завязи отмечено сохранение ее наружной эпидермы (узкие клетки с утолщенными периклинальными стенками). Основная паренхима составлена ~16 слоями тонкостенных, довольно крупных клеток, межклетники почти не развиты.

Семязачатки многочисленные, анатропные, 2-интегументальные с большими обтураторами, крассинуцеллятные (в париетальной части нуцеллус 2—3-слойный со следами деструкции внутренних слоев). Наружный интегумент 3—4-слойный, разрастающийся в халазальной и микропилярной областях. Внутренний интегумент вначале 2-слойный. В процессе созревания семени формируется экзотеста из тангентально вытянутых клеток, мезотеста из 2 слоев небольших паренхимных клеток, эндотеста из овальных клеток, содержащих по монокристаллу оксалата кальция. Внутренний интегумент 3-слойный. Экзотегмен составлен изодиаметрическими клетками с очень толстыми пористыми клеточными стенками (настоящие склереиды), окрашенными в коричневый цвет. Второй и третий (иногда он не сохраняется или не развивается) слои тегмена составлены тонкостенной радиально вытянутой паренхимой. Кутикулы тонкие. Местами отмечаются деградированные остатки нуцеллуса.

Вызревают 1—4 семени. Зрелые семена шаровидные, коричневые с более темноокрашенным рафе. Теста зрелого семени (рис. 1, *З*) сжимается, иногда частично разрушается, хорошо сохраняется только кристаллоносный слой эндотесты с сильно утолщенной внутренней клеточной стенкой. В тегмене сохраняются склереиды экзотегмена, остальные слои и нуцеллус сжимаются и выявляются только при специальной обработке. Кутикулы тонкие. В клеточных стенках эндотесты и экзотегмена накапливаются флобафены (есть образцы без флобафенов в эндотесте, при этом обычно все слои тегмена содержат эти вещества). Эндосперм мощный, многослойный, с сильно утолщенными клеточными стенками, пор нет. Запасные вещества те же, что у остальных диоскорейных. Зародыш более или менее дифференцированный (Оганезова, 1993).

Herreria. Один из двух родов, объединяемых в сем. *Herreriaceae*. Проблемой семейства является его систематическое положение. Huber (1969), Dahlgren с соавт. (1985), Тахтаджян (1987; Takhtajan, 1997), Thorne (1992) помещают его в пор.

Asparagales, но и Dahlgren, и Тахтаджян отмечают неудовлетворительность такого решения вопроса. Engler (Engler, Prantl, 1888) помещал подсем. *Herrerioideae* вблизи мелантиевых. Тахтаджян также указывает на возможную близость с последними, но отсутствие алкалоидов (Williams, 1975) и наличие меланинов в спермодерме сближают сем. *Herreriaceae* со спаржевыми.

Род содержит 7 видов, распространенных в Южной Америке. Изучены: распространенный в Перу и на севере Чили *H. stellata* Ruiz. et Pav. — Chili, Escholz, LE; распространенный в Уругвае, Парагвае, на севере Аргентины и южной Бразилии; *H. montevidensis* Kotzch. — B. Balansa, Pl. du Paraguay, 1874—1877, LE; произрастающий во влажных лесах восточной Бразилии (Байя, Минас, Герес) *H. salsaparilha* Mart. — New York Bot. Gard. Plants of Planalto to Brasil. H. S. Irvin, R. Sonza, J. W. Grear, 7 VI 1966, 1966, LE.

Плод — вскрывающаяся локулицидно 3-лопастная коробочка с центрально-угловой плацентацией семян. В перикарпии выделяется наружная эпидерма с сильно утолщенной наружной клеточной стенкой и тонкой кутикулой. Клетки этого и субэпидермального слоев узкие, тангентально вытянутые, 3-й слой из крупных паренхимных клеток с коричневым содержимым, паренхима следующих 4 слоев бесцветная. Последние 2 слоя мезокарпия крупноклеточные, с мелкопористым утолщением стенок. Выстилающая эпидерма из узких прямоугольных клеток также с мелкопористым утолщением стенок (*H. salsaparilha*). У *H. stellata* перикарпий составлен всего 4 слоями клеток; структура верхней и нижней эпидермы сходна с вышеописанной, мезокарпий из 2-слойной паренхимы. У *H. montevidensis* мезокарпий составлен 5 слоями крупных овальных клеток с незначительно утолщенными клеточными стенками. Отмечены септальные нектарники. Зрелые семена плоские, черные, с развитым крылом. Спермодерма зрелого семени составлена тканями обоих интегументов. Без предварительной обработки экзотеста кажется составленной из узких, тангентально ориентированных (*H. stellata, H. montevidensis*) или почти изодиаметрических клеток с дугообразно выгнутой наружной стенкой (*H. salsaparilha*), заполненных темным содержимым. У *H. stellata* это вещество коричневого цвета (рис. 2, *А*), у двух других видов его меланиновое происхождение не вызывает сомнений (рис. 2, *Б—Д*). Под этим слоем различаются 2 сжатых слоя тесты, у *H. salsaparilha* выделяется также слой эндотесты. У последнего вида все субэпидермальные слои тесты пигментированы флобафенами. Тегмен 2-слойный, из прямоугольных, заполненных флобафенами клеток; местами отмечены 1—2 слоя полуразрушенных клеток нуцеллуса. Кутикулы тонкие. Эндосперм составлен немногослойной тонкостенной тканью. Обработка жавелевой водой помогла выявить у *H. salsaparilha* (рис. 2, *В*) сосочковидно-вытянутую форму наружной клеточной стенки, незначительные утолщения клеточных стенок экзотесты и 5-слойную мезотесту. У *H. stellata* и *H. montevidensis* (рис. 2, *Д*) выявлены 3 слоя довольно крупных, но сжатых клеток мезотесты и эндотеста.

Walleria. Один из родов весьма спорного сем. *Tecophilaeaceae*. Проблемы семейства связаны как с его объемом, так и с его систематическим положением. Engler (Engler, Prantl, 1888) бóльшую часть родов текофилейных в их современном понимании относит к подсем. *Hypoxioideae* сем. *Amaryllidaceae* и только род *Odontostomum* включает в подсем. *Asphodeloideae* сем. *Liliaceae*. J. Hutchinson (1934, 1973) признает отдельное сем. *Tecophilaeaceae* (которое охватывает также родство цианелловых и цианастровых) в составе пор. *Liliales*. Им отмечено, что это отдельная линия развития между сем. *Liliaceae* (которое Hutchinson принимает в широком смысле, почти адекватном энглеровскому пониманию) и сем. *Iridaceae*. Huber (1969) выделяет из этого состава отдельные монотипные семейства *Walleriaceae, Eriospermaceae, Cyanastraceae*, а в сем. *Tecophilaeaceae* включает роды *Conanthera, Cyanella, Tecophilaea, Zephyra* и *Odontostomum*. Все вышеназванные семейства отнесены им к пор. *Asparagales*. Род *Lanaria* в ранге монотипного семейства Huber с некоторыми сомнениями рассматривает в родстве астелиевых (вместе с семействами *Hypoxidaceae*,

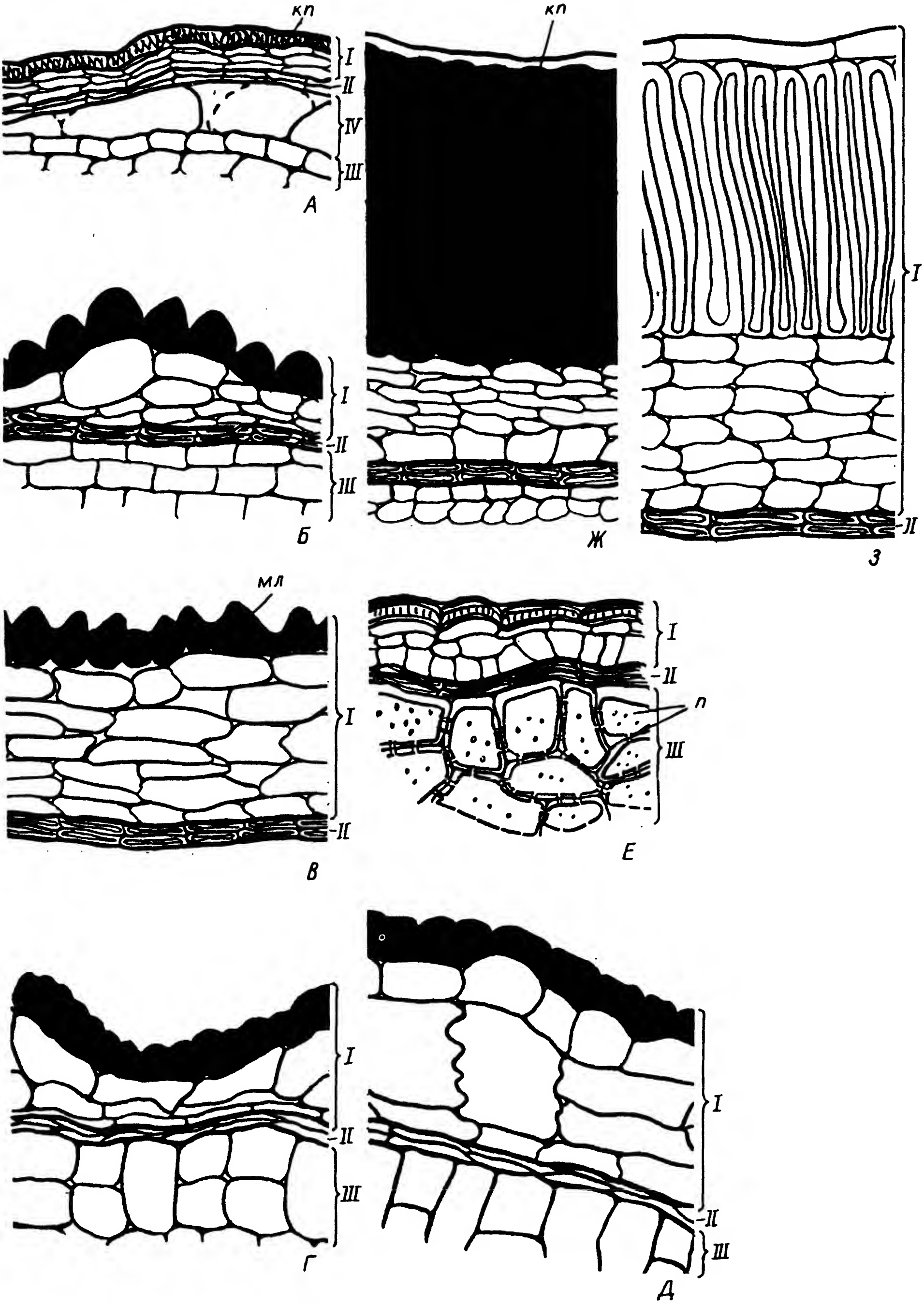


Рис. 2. Схематическое изображение анатомической структуры фрагментов зрелого семени.

А — ***Herreria stellata***; *Б*, *В* — ***H. sassaparilha***; *Г*, *Д* — ***H. montevidensis***; *Е* — ***Walleria nutans***; *Ж*, *З* — ***Lanaria plumosa*** **(*В*, *Д* и *З* — после обработки жавелевой водой). *А*—*З* — ×280. *кп* — коричневый пигмент, *мл* — меланины. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.**

Dianellaceae). Schulze (1983) расширяет состав текофилейных, включая род *Walleria*. Dahlgren с соавт. (1985), сохраняя текофилейные в пор. *Asparagales*, включают в его состав (хотя и с сомнениями) роды *Walleria* и *Lanaria*. Тахтаджян (1987) сохраняет сходный объем семейства, но относит его к пор. *Liliales*, а позже (Тахтаджян, 1994) род *Walleria* выделяет в монотипное семейство. В последнем варианте системы цветковых (Takhtajan, 1997) он выделяет монотипное сем. *Lanariaceae*. Thorne (1992) рассматривает текофилейные в пор. *Asparagales*, род *Lanaria* также выделен им в самостоятельное семейство.

Олиготипный (1—5 видов) род *Walleria* распространен в Южной Африке и на Мадагаскаре. Изучен *W. nutans* Kervs — Taocita, Herbarium Horti Petropolitanum, Kilimangaro, 5000, LE 1231.

У текофилейных семязачатки анатропные, двупокровные, крассинуцеллятные (Huber, 1969; Dahlgren et al., 1985; Немирович-Данченко, 1985). Зрелое семя уплощенной формы, в очертании 4-гранное, красновато-коричневое с неровной поверхностью, покрыто 2-интегументальной спермодермой. Экзотеста (рис. 2, *Е*) из более или менее крупных прямоугольных или почти изодиаметрических клеток со слегка выпуклой наружной клеточной стенкой. Клеточные стенки довольно толстые, полости клеток заполнены флобафенами. Однослойные мезотеста (иногда она 2-слойная) и эндотеста составлены изодиаметрическими, слегка радиально вытянутыми или тангентально ориентированными клетками, стенки которых пропитаны флобафенами. Иногда отмечены флобафены и в клеточных полостях. Тегмен из 2 слоев сжатых, тангентально ориентированных клеток, у которых клеточная полость практически не сохраняется, а клеточные стенки пигментированы флобафенами. Эндосперм довольно многослойный, с сильно утолщенными пористыми клеточными стенками, богат маслами, запасаются также белки. Зародыш небольшой, прямой, дифференцированный на меристемы корешка и почечки и прокамбиальный тяж семядоли.

Lanaria. Монотипный род из Южной Африки, главным образом из Капской области. Изучен: *L. plumosa* Ait. — Cap. B. sp. Erd. et Zeyh, Zeyher, LE.

Плод локулицидная коробочка. Особенностями его внутренней структуры являются следующие. Наружная эпидерма составлена почти изодиаметрическими клетками с сильно утолщенными наружной и антиклинальными стенками, покрыта тонкой кутикулой. На поверхности плода развиваются многоклеточные волоски эпидермального происхождения — в основании каждого волоска развиты 2 небольшие клетки, двурядность сохраняется по всей длине волоска. Остальные клетки волоска (их около 7—8) отличаются от клеток постамента более крупными размерами и выпячиванием боковых стенок, что создает видимость ветвления волоска. Еще одной особенностью волосков являются утолщенные клеточные стенки с развитой поровостью. Эти клетки лишены содержимого и, возможно, гигроскопичны. Остальные 3—4 слоя мезокарпия составлены рыхло расположенными, сжатыми клетками. Выстилающая эпидерма, подобно наружной, составлена изодиаметрическими клетками с утолщенными стенками и тонкой кутикулой.

Зрелое семя черное, почти шаровидное, с небольшим носиком. Семенная кожура жесткая и хрупкая одновременно. Без предварительной обработки спермодерма воспринимается как темная, почти черная полоса, под которой различимы какие-то слои тесты и тегмена (рис. 2, *Ж*). Обработка жавелевой водой выявляет особенности структуры тесты (рис. 2, *З*). Экзотеста составлена тангентально ориентированными узкими, тонкостенными клетками. Первый слой мезотесты из радиально вытянутых клеток с небольшой клеточной полостью и сильно утолщенными клеточными стенками. Клетки очень крупные. Остальные слои тесты (~7) — это овальные паренхимные клетки с небольшими межклетниками. Эндотеста не выделяется. Пигмент, заполняющий клеточные полости экзо- и первого слоя мезотесты и окрашивающий клеточные стенки всех слоев тесты не черный, а коричневый. Его концентрация в некоторых слоях столь высока, что создается впечатление черного цвета. Тегмен составлен 2 слоями некрупных, тангентально ориентированных прямоугольных клеток с утолщенными клеточными стенками, пропитанными флобафенами. Кутикулы довольно толстые. Эндосперм не массивный. Его ткань тонкостенная, запасает белки и масла. Зародыш прямой, осевой, занимает почти всю полость семени. Хорошо дифференцированы корешок, почечка с развитым конусом нарастания и семядоля.

Обсуждение

Таким образом, изучены 2 из 4—5 родов сем. *Trilliaceae* (род *Daiswa* сравнительно недавно восстановлен (Takhtajan, 1983), ранее его виды рассматривались в составе рода *Paris*), основные роды семейств *Smilacaceae, Dioscoreaceae* и *Herreriaceae*. Но сем. *Tecophilaeaceae* в работе представлено лишь 3 родами: *Lanaria, Walleria* и ранее изученным родом *Odontostomum* (Оганезова, 1987б). Поскольку основным вопросом, связанным с этими семействами, является их предполагаемое родство со спаржевыми, попытаюсь установить степень сходства между этими группами и тем, что называют родством спаржевых или пор. *Asparagales*.

Основной характеристикой пор. *Asparagales* sensu Oganezova (1989) является его вариабельность практически по всем признакам, касается ли это семени (для порядка отмечается разнообразие структурных особенностей производных интегументов, спермодерма окрашивается разными типами пигментов, вариабельны структура эндосперма и типы дифференциации зародыша — Оганезова, 1981а, 1987а, б, 1993, 1995), жизненных форм (в порядке встречаются многолетние, чаще всего корневищные травы, но есть также деревья, лианы), типов проводящих элементов и их распределения в разных частях растения (у таксонов, объединяемых в этот порядок, сосуды с простыми и лестничными перфорациями встречаются главным образом в корнях, что характеризует многие таксоны однодольных, но отмечено множество примеров развития сосудов только в стеблях и листьях или только в корнях и листьях, или только в листьях — Fahn, 1954; Cheadle, 1969; Wagner, 1977). Число частей цветка у таксонов порядка может быть фиксированным или неопределенным и даже не кратным 3. Листочки околоцветника обычно не сросшиеся, но есть семейства со спайным типом венчика (*Hypoxidaceae*), нектарники могут быть лепестковыми, септальными, экстрафлоральными или вообще отсутствовать (*Luzuriagaceae, Asparagaceae, Dracaenaceae*). Завязь, как правило, верхняя, цветки двуполые. Но есть примеры формирования нижней и полунижней завязи, однополых цветков (*Asparagus, Aspidistra* и многие другие). Таким образом, спаржевые — это группа семейств, отличающихся большой амплитудой вариабельности признаков макро- и микроморфологии. Это коррелирует с особенностями географического распространения его таксонов. Семейства, объединяемые в этот порядок, примерно одинаково представлены в двух основных центрах родового и видового многообразия всего родства лилейных: в Восточной и Юго-Восточной Азии (эти территории считаются очагом развития мезофильных флор) и на южных континентах, которые многие авторы связывают с развитием ксерофильных флор. Мною, по данным структуры семени, отмечается отсутствие экологической специализации в этой группе (Оганезова, 1991, 1999).

Систематическое положение сем. *Trilliaceae* — одна из важнейших проблем лилиецветных. Ее решение необходимо для понимания ряда вопросов эволюции однодольных. Выше отмечалось, что Huber (персональное сообщение Dahlgren et al., 1985: 93, 132) считает, что в родственных порядках *Trilliales*, *Asparagales* плод ягода первична. В таких плодах семенная кожура дегенерировала, теряя способность к защите. Переход к коробочке способствовал появлению новообразования — меланинов, которые, инкрустируя поверхность семени, компенсировали дегенерацию спермодермы. Это мнение разделяют и Dahlgren с соавт. (1985). Таким образом, по мнению этих авторов, направление морфогенеза плода у триллиевых дает ответ на вопросы эволюции в порядке спаржевых, хотя эти авторы исключают сем. *Trilliaceae* из состава названного порядка. При сравнении сем. *Trilliaceae* с пор. *Asparagales* выявляется следующее. Для семейства характерна вариабельность по типу плода, числу частей цветка, типу нектарников (как лепестковые, так и септальные, последние обнаружены у некоторых видов рода *Trillium* — Dahlgren et al., 1985). В структуре семени не обнаружены признаки, которые позволили бы более определенно высказаться по систематическому положению семейства, отмечается только слабая специализация всех основных частей семени (Оганезова, 1981а, 1993): семенная кожура с флобафенами, без выраженной специализации тесты и тегмена, эндосперм сравнительно немногослойный, со слабым утолщением клеточных стенок, зародыш недифференцированный. Отсутствие специализации характерно как для пыльцы триллиевых (Куприянова, 1948), так и для сосудов (для семейства отмечаются только сосуды с лестничной перфорацией и только в корнях — Wagner, 1977). Следовательно, наряду с вариабельностью морфологических признаков генеративной сферы сем. *Trilliaceae* выделяется выраженной примитивностью признаков как генеративной, так и вегетативной сферы. Именно это отличает триллиевые от всех остальных *Asparagales* и дает основание не соглашаться со сближением триллиевых и диоскорейных (Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987). Для диоскорейных характерна специализация целого ряда признаков генеративной сферы (цветки всегда однополые, в сложных соцветиях, в структуре семени отмечается наличие кристаллоносного слоя — эндотесты, 3-слойного тегмена с рядом специфических признаков — признаки, не встречающиеся больше ни в одной из изученных групп) и вегетативной сферы (жизненная форма — лианы, листья черешковые с сетчатым жилкованием, подземная часть представлена корневищем или клубнем, сосуды с лестничной перфорацией, но отмечаются и в корнях, и в стеблях). В структуре семени диоскорейных и некоторых триллиевых (род *Trillium*) единственным признаком сходства является наличие утолщений клеточных стенок эндотесты. Но в роде *Paris* этот признак не отмечается (Оганезова, 1981а), следовательно, он не является общим для семейства. В итоге можно сказать следующее. По данным проведенного исследования нет оснований не согласиться с Huber (1969), который выделяет сем. *Trilliaceae* в отдельный порядок. Последний признается Тахтаджяном (Takhtajan, 1997). Что же касается сем. *Dioscoreaceae*, то, учитывая специфичность структуры плода, семени и ряда других признаков в макро- и микроморфологии его представителей, необходимо не только выделить самостоятельный пор. *Dioscoreales* (Оганезова, 1989), более того, согласиться с выделением отдельного надпор. *Dioscoreanae* (Takhtajan, 1997; Oganezova, 1998) наряду с надпорядками *Lilianae, Asparaganae*.

Вопрос о систематическом положении сем. *Smilacaceae* остается не полностью решенным. По особенностям семенной кожуры (сохранение в зрелом семени только производных внутреннего интегумента, чрезвычайное развитие эндосперма — признаки, общие у *Smilacaceae, Ruscus, Danae'* с родами и другими, безусловно, «спаржевыми» родами — Оганезова, 1981а) нет оснований для их выделения из родства спаржевых, но есть основания для того, чтобы не соглашаться с их объединением в одну группу родства с семействами *Dioscoreaceae* и *Taccaceae*. Родство с последними для смилаксовых обсуждают и Dahlgren с соавт. (1985). Имеются специфические признаки структуры семени (названные выше), параллели с которыми не обнаружены ни у одной из изученных групп родства *Liliaceae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888). У *Taccaceae* же отмечено иное направление специализации тканей спермодермы, которая скорее напоминает очень специализированную саркотесту, есть и другие важные структурные отличия, не позволяющие сравнивать структуру семени в этой группе (Оганезова, 1995) с таковой у смилаксовых. В связи со смилаксовыми Тахтаджян (Takhtajan, 1997) рассматривает семейства *Luzuriagaceae, Philesiaceae, Ripogonaceae* и *Petermanniaceae*, объединяя их вместе со *Smilacaceae* в пор. *Smilacales*. Располагая данными по семенной кожуре представителей сем. *Luzuriagaceae* (Оганезова, 2000), можно обсудить связь между этими семействами. Тахтаджян (Takhtajan, 1997), предлагая такой объем пор. *Smilacales* отмечает, что очень близки между собой представители семейств *Luzuriagaceae, Philesiaceae, Ripogonaceae*. Последнее семейство занимает промежуточное положение между двумя первыми и сем. *Smilacaceae*. Но по данным структуры семени и плода нет оснований для исключения сем. *Luzuriagaceae* (семена тестальные, с меланином, тегмен сохраняется, есть ряд специфических признаков в структуре плода) из состава *Asparagales* и объединения его со смилаксовыми в отдельный порядок.

Заключая обсуждения проблемы этих таксонов, следует отметить следующее. В новой системе (Takhtajan, 1997) указывается на близость порядков *Dioscoreales, Smilacales, Trilliales* с некоторыми семействами из пор. *Colchicales*, в частности с сем. *Uvulariaceae*. В моем представлении связь между выделяемыми мною надпорядками *Asparaganae* (порядки *Asparagales, Asphodelales, Trilliales*) и *Lilianae* (порядки *Liliales, Alstroemeriales, Taccales*) осуществляется через те же группы, а именно сем. *Trilliaceae* (или пор. *Trilliales*) и сем. *Smilacaceae* со стороны *Asparaganae*, семейства *Melanthiaceae* и *Colchicaceae* со стороны *Lilianae*. Надпор. *Dioscoreanae*, занимая промежуточное положение между вышеназванными надпорядками (Оганезова, 1989; Oganezova, 1998), выделяется своей специфичностью.

Изучение плода и семени подтверждает принадлежность сем. *Herreriaceae* к пор. *Asparagales*: плод коробочка, ткани которого специализированы в качестве защитных структур; сходные структуры отмечены для родов *Aphyllanthes* (сем. *Aphyllanthaceae* пор. *Asphodelales*) и *Sansevieria* (сем. *Dracaenaceae* пор. *Asparagales*; Оганезова, 1987б, 1989). В структуре семени *Herreria* отмечается сохранение производных обоих интегументов, спермодерма окрашивается и флобафенами, и меланинами. Такое сочетание характерно для таких семейств из пор. *Asparagales*, как *Blandfordiaceae* и *Hypoxidaceae* (Оганезова, 1989, 1995). Связи *Herreriaceae* с *Melanthiaceae* не подтверждаются (Оганезова, 1984а, б). Некоторое внешнее сходство в строении плодов этих семейств, а также замеченное Л. А. Куприяновой (1948) сходство в структуре пыльцы, вероятнее всего, является проявлением параллельной эволюции.

Вопрос об объеме и систематическом положении сем. *Tecophilaeaceae* остается самым сложным среди обсуждаемых. Неясны границы семейства, его связи, место среди остальных таксонов родства лилейных. Есть данные по структуре пыльцы, включая ультраструктуру (Schulze, 1983; Simpson, 1985), хромосомам (Cave, 1949, 1952; La Cour, 1956; Ornduff, 1979a, b; Goldblatt, 1989), эмбриологии (de Vos, 1961, 1963), семенной кожуры (Huber, 1969) для многих родов, обычно включаемых в состав семейства. Сделано несколько попыток систематической ревизии сем. *Tecophilaeaceae* и его отдельных родов (Nietsch, 1941; Carter, 1962; Sterling, 1974; Dahlgren, van Wyk, 1988; Тахтаджян, 1994). P. Goldblatt (1989), обобщивший имеющиеся сведения по спорному роду *Walleria*, считает возможным сохранить его в составе текофилейных. C. Sterling (1974), изучавший типы семяпочек и морфологию завязей некоторых родов из родства лилейных, настаивает на тесных связях родов *Walleria* и *Cyanella* с другими текофилейными. R. Ornduff (1979a) считает возможной связь рода *Cyanella* с текофилейными, но подчеркивает неясность этой связи. Другой спорный род *Lanaria*, по данным de Vos (1961, 1963), обнаруживает эмбриологическое, анатомическое и палинологическое подобие с текофилейными. Ornduff (1979b) к определенному выводу в этом вопросе не пришел. Связь текофилейных с ирисовыми отмечена S. Endlicher (1836—1840).

Для всех изученных семейств в том их объеме, который принимается по данным структуры семени, обнаружена некоторая общность в признаках структуры плода и семени. У изученных представителей сем. *Tecophilaeaceae* — родов *Walleria, Lanaria* и *Odontostomum* — выявлены следующие признаки сходства и различия. Спермодерма зрелого семени составлена производными обоих интегументов. Экзотеста в роде *Walleria* составлена изодиаметрическими или почти прямоугольными клетками с утолщенными стенками и флобафенами; в родах *Lanaria* и *Odontostomum* — это тангентально вытянутые, тонкостенные клетки с темно-коричневым, почти черным содержимым. Остальные слои тесты у рода *Walleria* представлены однородной паренхимой. У родов *Lanaria* и *Odontostomum* первый слой мезотесты структурно отличается от остальных ее слоев. У *Lanaria* в этом слое накапливаются флобафены; структура тегмена примерно одинаковая у всех 3 родов. У рода *Odontostomum* тегмен сохраняется только в области рафе, у *Lanaria* и *Walleria* клетки тегмена сильно сжатые.

Таким образом, по структуре семян сходство между рассматриваемыми родами весьма условно, потому выделение в самостоятельные семейства рода *Lanaria* (*Lanariaceae*) и рода *Walleria* (*Walleriaceae*) наряду с сем. *Tecophilaeaceae* (*Odontostomum* и другие роды) (Takhtajan, 1997) кажется наиболее вероятным решением вопроса об объеме семейства. Что касается его групп родства, то для всех 3 изученных родов характерно заметное доминирование производных наружного интегумента над внутренним; это очень характерно для всего надпор. *Asparaganae*. В спермодерме этих родов отмечается сочетание флобафенов с другими производными дубильных веществ — очень характерная особенность представителей пор. *Asparagales* sensu Oganezova (Оганезова, 1989). В структуре семени *Tecophilaeaceae* s. l. есть и другие признаки, прямо указывающие на близость с таксонами из надпор. *Asparaganae*. Интересно заметить, что Тахтаджян (Takhtajan, 1997) предлагает включить в пор. *Tecophilaeales* кроме собственно текофилейных (часть из которых выделяется им в самостоятельные семейства *Lanariaceae* и *Walleriaceae*) монотипное сем. *Ixioliriaceae*. Безусловная близость рода *Ixiolirion* к амариллисовым почти не оспаривается (Оганезова, 1990; Thorne, 1992). Dahlgren с соавт. (1985) отмечают возможную близость иксиолириона с текофилейными и формиевыми, которые являются представителями пор. *Asparagales*. Однако данные по структуре семени иксиолириона настолько не согласовываются с тем, что отмечено для текофилейных (и наоборот, вписываются в амплитуду вариабельности этой структуры у амариллисовых — Оганезова, 1981б, 1990), что я не могу согласиться с таким объемом порядка текофилейных. Однако согласна с необходимостью выделения пор. *Tecophilaeales*, промежуточного между порядком *Asparagales*, куда включается сем. *Phormiaceae*, и пор. *Asphodelales*, в состав которого входят амариллисовые и род *Ixiolirion*.

На основании исследований структуры плода и семени у ряда родов, обсуждаемых в связи с родством сем. *Asparagaceae*, мною принимается следующий состав пор. *Asparagales*: *Asparagaceae* s. l. (включая сем. *Asparagaceae* s. str:, а также семейства *Ruscaceae, Convallariaceae, Ophiopogonaceae*, а также роды *Clintonia, Disporum, Streptopus*), *Luzuriagaceae, Dracaenaceae, Hypoxidaceae, Phormiaceae, Blandfordiaceae, Herreriaceae, Smilacaceae*. Сем. *Tecophilaeaceae* предпочтительнее признать в составе самостоятельного пор. *Tecophilaaeales* в надпор. *Asparaganae* sensu Oganezova (Оганезова, 1989, 1998). Признаются также пор. *Dioscoreales* и надпор. *Dioscoreanae*. Последний, вероятно, является промежуточным между *Asparaganae* и *Lilianae*, выделяющийся своей спецификой.

Данные по структуре плода и семени не противоречат выделению самостоятельного пор. *Trilliales*. Что же касается группы родства этого порядка, следует отметить наличие определенных параллелей в структуре семени триллиевых, лилейных (сем. *Liliaceae*) и колхиковых (сем. *Colchicaceae*) (Оганезова, 1980, 1981а, 1984б). С порядком *Liliales* и сем. *Colchicaceae* триллиевые сближаются в некоторых работах (Thorne, 1992; Takhtajan, 1997). Однако основным признаком структуры семени триллиевых является отсутствие специализации. Это наряду с тем, что по жизненной форме, структуре цветка и плода у триллиевых больше сходства со спаржевыми, чем с лилейными, позволяет сохранить пор. *Trilliales* в составе надпор. *Asparaganae*, хотя это не является очевидным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Комар Г. А. Сем. *Smilacaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 132—133.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса) // Тр. БИН АН СССР. 1948. Сер. 1. Вып. 7. С. 163—262.

Немирович-Данченко Е. Н. Сем. *Herreriaceae*, сем. *Tecophilaeaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 69—71; 106—107.

Оганезова Г. Г. Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства. *Lilioideae* // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33. № 5. С. 487—495.

Оганезова Г. Г. Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой // Флора, растительность и раст. ресурсы АрмССР. 1981а. Вып. 8. С. 131—148.

Оганезова Г. Г. Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* subsp. *montanum* // Бот. журн. 1981б. Т. 66. № 5. С. 702—713.

Оганезова Г. Г. Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой. *Scilloideae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 6. С. 729—742.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 6. С. 772—781.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Wurmbaeoideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 10. С. 1317—1427.

Оганезова Г. Г. Особенности анатомической структуры плодов и семян некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 4. С. 436—447.

Оганезова Г. Г. Систематическое положение некоторых спорных для *Asphodeloideae* sensu Engleri родов по данным анатомической структуры плодов и семян // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 8. С. 1009—1020.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Оганезова Г. Г. Особенности анатомической структуры семени некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 615—630.

Оганезова Г. Г. Особенности географического распространения лилейных и близких к ним таксонов // Флора, растительность и раст. ресурсы Армении. 1991. Вып. 13. С. 157—190.

Оганезова Г. Г. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 9—23.

Оганезова Г. Г. К вопросу о систематическом положении семейств *Haemodoraceae*, *Hypoxidaceae* и *Taccaceae* (по данным структуры семени) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 12—25.

Оганезова Г. Г. К вопросу о природе адаптивности структуры семян (на примере таксонов из родства лилейных) // Флора, растительность и раст. ресурсы Армении. 1999. Вып. 12. С. 33—38.

Оганезова Г. Г. Структура плода и семени некоторых спаржевых (*Asparagaceae* s. l.) в связи с объемом и филогенией семейства // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 14—32.

Петрова Л. Р., Сафина Л. К. Сем. *Dioscoreaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 133—136.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тахтаджян А. Л. Новые семейства однодольных // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 65—66.

Трифонова В. И. Сем. *Trilliaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 130—132.

Юрцева Н. С., Юрцев В. Н. Эмбриологическое изучение диоскореи ниппонской // Сб. науч. раб. ВНИИ лекарств. растений. 1975. № 7. С. 143—147.

Baker J. G. Revision of the genera and species of *Asparagaceae* s. l. // J. Linn. Soc. 1875. Vol. 14. P. 508—632.

Berg R. Y. Seed dispersal, morphology and phylogeny of *Trillium* // Skr. Norske vid.-akad. Oslo. 1958. Kl. 1. N 1. P. 45—48.

Berg R. Y. Contribution to the comparative embryology of the *Liliaceae*: *Scoliopus*, *Trillium*, *Paris*, *Medeola* // Skr. Norske vid.-akad. Oslo. 1962. Mat.-Naturv. Kl. Ny Ser. Bd 4. S. 5—64.

Carter S. Revision of *Walleria* and *Cyanastrum* (*Tecophilaeaceae*) // Kew Bull. 1962. Vol. 16. N 2. P. 185—195.

Cave M. S. Chromosome count of *Odontostomum hartwegii* Torr. Documented chromosome number of plants // Madroño. 1949. Vol. 2. N 10. P. 95.

Cave M. S. Sporogenesis and gametogenesis in *Odontostomum hartwigii* Torr. // Phytomorphology. 1952. Vol. 2. N 4. P. 210—214.

Cheadle V. I. Vessels in *Amaryllidaceae* and *Tecophilaeaceae* // Phytomorphology. 1969. Vol. 19. N 1. P. 8—16.

✓ *Dahlgren R., Clifford H. T.* The monocotyledons: a comparative study. London, etc., 1982. 337 p.

✓ *Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. F.* The families of the monocotyledons. Berlin, etc., 1985. 520 p.

Dahlgren R., Wyk A. E. van. Structure and relationship of families endemic toor centered in Southern Africa // Monog. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 25. P. 1—94.

Davis P. H. Family *Dioscoreaceae* // Flora of Turkey. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 550—553.

✓ *Engler A., Prantl K. Liliaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflazenfamilien. Leipzig, 1888. T. 2. Abt. 5. S. 11—91.

Endlicher S. Genera plantarum secundum ordines naturale disposita. Vindobonae, 1836—1840. 1483 p.

✓ *Fahn A.* Metaxylem elements in some families of the *Monocotyledoneae* // New Phytol. 1954. Vol. 53. N 3. P. 530—540.

Goldblatt P. Chromosome number in *Walleria* (*Tecophilaeaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1989. Vol. 76. N 3. P. 925—926.

Heywood V. H. Genus *Borderea* // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 85.

✓ *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. München. 1969. Bd 8. S. 219—538.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 2. Monocotyledons. London, 1934. 243 p.

Hutchinson J. The families of flowering plants. London, 1973. 968 p.

Knuth R. Dioscoreaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 438—463.

La Cour L. Chromosome count of *Tecophilaea cyano-crocus* // Chromosome atlas of flowering plants. London, 1956. 435 p.

✓ *Lindley J.* The vegetable kingdom. London, 1853. 908 p.

✓ *Lotsy J. P.* Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena, 1911. 1055 S.

Mesler M., Karen L. Seed dispersal of *Trillium ovatum* (*Liliaceae*) in second-growth redwood forest // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 10. P. 1460—1467.

Nietsch H. Zur systematischen Stellung von *Cyanastrum* // Österr. Bot. Zeit. 1941. Vol. 90. S. 31—52.

Noltie H. Notes relating to the flora of Bhutan: *Smilax* // Edinb. J. Bot. 1994. Vol. 51. N 2. P. 147—163.

Oganezova G. H. On the modern position of the phylogeny and taxonomy of *Liliaceae* sensu Engleri // Monocots II Abstracts. Extra Absracts. Sydney, 1998. P. 98.

Ornduff R. Chromosome numbers in *Cyanella* (*Tecophilaeaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1979a. Vol. 66. N 3. P. 581—583.

Ornduff R. Chromosome numbers and relationships of certain African and American genera of *Haemodoraceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1979b. Vol. 66. N 3. P. 577—580.

Pax F. Dioscoreaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. T. 2. Abt. 5. S. 130—137.

Rao N. A note on the embryology of *Dioscorea oppositifolia* L. // Curr. Sci. 1951. Vol. 20. N 6. P. 162—163.

Rao N. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L. // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. N 2. P. 121—126.

Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 8. *Smilacaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena. Math.-Nat. R. 1982. Bd 31. H. 2. S. 285—289.

Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren 11. *Tecophilaeaceae* und *Cyanastraceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena. Math.-Nat. R. 1983. Bd 32. H. 6. S. 957—964.

Simpson M. Pollen ultrastructure of the *Tecophilaeaceae* // Grana. 1985. Vol. 24. N 1. P. 77—92.

Sterling C. Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Baeometra, Burchardia, Walleria* // Bot. J. Linn. Soc. 1974. Vol. 68. N 2. P. 115—125.

Takahashi M. Pollen morphology in Asiatic species of *Trillium* // Bot. Mag. Tokyo. 1983. Vol. 96. N 1044. P. 377—384.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 226—359.

Takhtajan A. L. A revision of *Daiswa* (*Trilliaceae*) // Brittonia. 1983. Vol. 35. N 3. P. 255—270.

✓ *Takhtajan A. L.* A diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

✓ *Thorne R. P.* An update phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. 1992. Vol. 13. N 2. P. 365—389.

Vos M. de. On the embryology and relationships of the South African genera of the *Haemodoraceae* // Rec. Adv. Bot. 1961. Vol. 1. P. 694—698.

Vos M. de. Studies on the embryology and relationships of South African genera of *Haemodoraceae*: *Lanaria* // J. South Afr. Bot. 1963. Vol. 29. N 1. P. 79—90.

✓ *Wagner P.* Vessel types of the Monocotyledons: a survey // Bot. Not. 1977. Vol. 130. P. 383—402.

Williams C. Biosystematics of the *Monocotyledoneae* — flavonoid patterns in leaves of the *Liliaceae* // Biochem. Syst. Ecol. 1975. Vol. 3. N 1. P. 229—244.

Институт ботаники НАН РА
Ереван

Получено 26 XI 1996

SUMMARY

The volume of the *Asparagales* (superorder *Asparaganae* sensu Oganezova, 1989) is established based on seed structure. The families *Asparagaceae* s. l., *Luzuriagaceae*, *Dracaenaceae* s. l., *Hypoxidaceae*, *Phormiaceae*, *Herreriaceae*, *Tecophilaeaceae* and *Smilacaceae* are included into this order. The family *Dioscoreaceae* is separated out into its own order *Dioscoreales*. The *Trilliaceae* should be raised to a separate order within the superorder *Asparaganae*. The volume of the *Tecophilaeaceae* (*Tecophilaeales*) is not clear, however its relation to *Asparagales* is apparent.

УДК 581.9 (479)

© Н. Н. Портениер

СИСТЕМА ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ФЛОРЫ КАВКАЗА

N. N. PORTENIER. THE SYSTEM OF GEOGRAPHICAL ELEMENTS OF THE CAUCASIAN FLORA

Предложена система хориономических географических элементов и групп связующих видов, построенная на основе анализа распространения около 3000 видов сосудистых растений флоры Кавказа. Даны краткие характеристики выделенных географических элементов и групп связующих видов.

Ключевые слова: географические элементы, флора, Кавказ.

Данная статья является вторым, заключительным, сообщением о системе географических элементов флоры Кавказа. В первом сообщении (Портениер, 2000) рассмотрены методические вопросы выделения географических элементов флоры и отнесения видов к тем или иным геоэлементам. Здесь же предлагается собственно система и даются краткие характеристики выделенных географических элементов и групп связующих видов.

Система географических элементов и групп связующих видов флоры Кавказа

Широко распространенные виды

1. Плюрирегиональный
2. Голарктический
3. Палеарктический
4. Западно-палеарктический
5. Южно-палеарктический

Бореальные виды

6. Панбореальный
7. Циркумбореальный
8. Евро-сибирский
9. Кавказско-европейский
10. Кавказский
11. Кавказско-эвксинский
12. Эвксинский
13. Крымско-новороссийский
14. Понтическо-южносибирский
15. Понтический

Древнесредиземноморские виды

16. Общедревнесредиземноморский
17. Средиземноморский

18. Восточносредиземноморский
19. Ирано-туранский
20. Армено-иранский
21. Гирканский
22. Туранский

Связующие виды

23. Европейско-средиземноморский
24. Субсредиземноморский
25. Восточно-субсредиземноморский
26. Гиркано-эвксинский
27. Кавказско-гирканский
28. Кавказско-армено-иранский
29. Турано-кавказский

1. Плюрирегиональный элемент (pluriregional element). Виды, более или менее широко распространенные в 2 и более царствах флоры (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Osmunda regalis* L., *Asplenium trichomanes* L. sl. l. и др.). В основном это водные и водно-болотные растения (*Potamogeton pectinatus* L., *Pycreus flavescens* (L.) Beauv. ex Reichenb., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Alisma plantago-aquatica* L. s. l.).

Сюда вероятно, следует также относить и такие виды, как *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s. l., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., хотя большая часть их ареалов находится в Голарктике.

2. Голарктический элемент (holarctic element). Виды, естественный ареал которых более или менее в равной мере охватывает территории не менее 3 подцарств Голарктики в Западном и Восточном полушариях. Вероятно, голарктическими можно считать *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Urtica dioica* L., *Equisetum arvense* L.

3. Палеарктический элемент (palearctic element). Виды с ареалами, охватывающими все 3 подцарства Голарктического царства в пределах Старого Света без явной приуроченности к одному из них (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl).

В действительности палеарктические ареалы в большинстве случаев вторичны.

4. Западно-палеарктический элемент (west-palearctic element). Группа видов, распространение которых ограничено западной частью Палеарктики, т. е. Европой, Западной Сибирью и западной половиной Древнего Средиземья (обычно не восточнее Западноазиатской подобласти), и которые отсутствуют (не считая явно заносных) на территории Восточноазиатского подцарства (*Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce, *Alisma lanceolatum* With., *Poa bulbosa* L., *Dactylis glomerata* L., *Lactuca serriola* L., *Hypericum perforatum* L., *Amoria fragifera* (L.) Roskov s. l.). Западно-палеарктические ареалы также во многих случаях вероятно вторичны.

5. Южно-палеарктический элемент (south-palearctic element). Ареалы этих видов охватывают Древнее Средиземье и значительную часть Восточной Азии, в бореальной части Палеарктики они характерны для степных территорий, распространены в Субсредиземноморье и Кавказско-Европейской подобласти (*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng).

6. Панбореальный элемент (panboreal element). Виды, относимые сюда, широко распространены во всех или почти всех областях Бореального подцарства

Голарктики, в Западном и Восточном полушариях; многие из них обычно имеют участки ареалов в Восточной Азии, в горах Древнего Средиземья и Мадреанского подцарства (*Juniperus communis* L. s. l., *Parnassia palustris* L., *Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. s. l., *Galium aparine* L., *Hieracium umbellatum* L.). Сюда же, вероятно, следует включить также виды с почти панголарктическим дизъюнктивным аркто-монтанным распространением, такие как *Thalictrum alpinum* L., *Bistorta vivipara* (L.) Gray, *Oxyria digyna*(L.) Hill, *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Minuartia verna* (L.) Hiern s. l., *Luzula spicata* (L.) DC. и др.

7. Циркумбореальный элемент (circumboreal element). Виды, ареалы которых охватывают большинство провинций Циркумбореальной области в Старом и Новом Свете (*Eriophorum polystachion* L., *Poa glauca* Vahl., *Carex rupestris* All., *C. rostrata* Stokes, *Poa palustris* L. s. l., *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb., *Pyrola minor* L., *Androsace septentrionalis* L. и др.). В отличие от панбореальных циркумбореальные виды в большей степени приурочены к Циркумбореальной области и почти не проникают на территории других подцарств, но в Северной Америке они обычно широко распространены в области Скалистых гор и северной половине Атлантическо-Североамериканской области. Многие циркумбореальные виды (*Equisetum sylvaticum* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie, *Cinna latifolia* (Trevir.) Griseb., *Comarum palustre* L. и др.) на Кавказ проникли, вероятно, только в плейстоцене и являются здесь реликтами ледникового периода.

8. Евро-сибирский элемент (eurosiberian element). Широко распространенные бореальные виды, отсутствующие в Новом Свете. Их ареалы охватывают евразиатскую часть Циркумбореальной области, т. е. выделяемую рядом авторов (Hayek, 1926; Good, 1947, 1965; Davis, 1965; Тахтаджян, 1970; Zohary, 1973, и др.) Евро-Сибирскую область. Многие евро-сибирские виды распространены в северных провинциях Восточноазиатской области и имеют эксклавы в различных районах Древнего Средиземья от Атласских гор до Гималаев и Тибета, но в отличие от палеарктических видов их приуроченность к Бореальному подцарству флоры в большинстве случаев практически не вызывает сомнений.

Впоследствии, вероятно, можно будет евро-сибирские виды подразделить на: 1) палеобореальные, т. е. широко распространенные в Евро-Сибирской области и имеющие значительные эксклавы в Древнем Средиземье и Восточной Азии (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Poa nemoralis* L., *Lysimachia vulgaris* L. и др.); 2) собственно евро-сибирские, ареалы которых более четко вписываются в границы этой области (*Salix caprea* L., *S. triandra* L., *Carex acuta* L., *Ranunculus repens* L., *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. s. l., *Populus tremula* L., *Geranium pratense* L., *Betula pendula* Roth, *Paris quadrifolia* L. и др.); 3) европейско-западносибирские с ареалами, охватывающими европейскую часть Циркумбореальной области (обычно без самых северных районов), северную половину Понтическо-Южносибирской подобласти, Западносибирскую (обычно только ее южную половину) и Алтае-Саянскую провинции (*Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Daphne mezereum* L., *Viburnum opulus* L., *Succisa pratensis* Moench, *Carduus crispus* L. s. str., *Geranium sylvaticum* L., *Pyrola media* Sw. и др.).

9. Кавказско-европейский элемент (caucaso-european element). Распространение относимых сюда видов обычно ограничено группой провинций (Атлантическо-Европейская, Центральноевропейская, Иллирийская, Кавказская, Эвксинская, Восточноевропейская и Крымско-Новороссийская), объединяемых мною в Кавказско-Европейскую подобласть Циркумбореальной области. Эта подобласть в основном соответствует Европейской широколиственной области в понимании Е. М. Лавренко (1950), Т. И. Исаченко, Лавренко (1980). Главным образом это неморальные виды, многие из них имеют участки ареалов в северных районах Средиземноморской и

Ирано-Туранской областей (*Quercus robur* L., *Q. petraea* L. ex Liebl., *Corylus avellana* L., *Carpinus betulus* L., *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Dentaria bulbifera* L. *Dipsacus pilosus* L., *Mycelis muralis* (L.) Dumort., *Mercurialis perennis* L., *Euonymus europaea* L., *E. verrucosa* Scop., *Acer platanoides* L., *Lysimachia nummularia* L., *Fraxinus excelsior* L., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. и др.).

10. Кавказский элемент (caucasian element). Виды, основной ареал которых ограничен Кавказской провинцией, но часто многие из них распространены и в прилежащих районах соседних провинций, особенно в Эвксинской (*Betula litwinowii* Doluch., *B. raddeana* Trautv., *Ribes caucasicum* Bieb., *Galega orientalis* Lam., *Astragalus levieri* Freyn ex Somm. et Levier, *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Chaerophyllum humile* Stev., *Potentilla agrimonioides* Bieb., *Geranium ruprechtii* (Woronow) Grossh., *Salix kuznetzowii* Laksch. ex Goerz, *Lilium monadelphum* Bieb. s. str., *Pseudovesicaria digitata* (C. A. Mey.) Rupr.). Наиболее характерными представителями кавказского географического элемента являются так называемые эукавказские виды, истинные эндемики, аборигены Главного Кавказского хребта: *Delphinium caucasicum* C. A. Mey., *Cerastium multiflorum* C. A. Mey., *Oxytropis owerinii* Bunge, *Euphrasia ossica* Juz., *Ziziphora puschkinii* Adams, *Campanula ciliata* Stev., *C. petrophila* Rupr., *Taraxacum tenuisectum* Somm. et Levier и др.

Более дробное подразделение кавказских видов будет проведено позже на основе современного флористического районирования Кавказской провинции.

11. Кавказско-эвксинский элемент (caucaso-euxine element). Связующие виды и виды, достоверное отнесение которых к одному из элементов требует дальнейшего, более детального изучения характера их распространения, так как очень многие кавказские виды в своем распространении и происхождении в той или иной степени связаны с Эвксинской провинцией, а эвксинские виды часто имеют весьма широкое распространение по территории Кавказской провинции (*Acer trautvetteri* Medw., *Carduus adpressus* C. A. Mey. s. l., *Swertia iberica* Fisch. et C. A. Mey.). Сюда же, вероятно, следует включать и такие виды, как *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch, *Rhododendron caucasicum* Pall., *Daphne glomerata* Lam.

12. Эвксинский элемент (euxine element). Виды, основное распространение которых ограничено Эвксинской провинцией; многие из них широко иррадиируют по территории Кавказской и Крымско-Новороссийской (особенно в ее южные районы) провинций. Большинство эвксинских видов являются третичными реликтами этой территории или непосредственными дериватами видов, обитавших здесь по крайней мере с плиоцена. Типичными представителями эвксинской флоры являются *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *Picea orientalis* (L.) Link, *Quercus hartwissiana* Stev., *Rhododendron ponticum* L. s. str., *Hedera colchica* (C. Koch) C. Koch, *Epimedium pubigerum* (DC.) Moretti et Decne., *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don fil., *Buxus colchica* Pojark., *Ilex colchica* Pojark., *Staphylea colchica* Stev., *Hypericum xylosteifolium* (Spach) N. Robson и др.

13. Крымско-новороссийский элемент (crimean-novorossiysk element). Распространение видов этого элемента ограничено Крымско-Новороссийской провинцией, некоторые из них иррадиируют на сопредельные территории, особенно по восточному побережью Черного моря (*Pinus pityusa* Stev. s. l., *Onosma polyphylla* Ledeb., *Melilotoides cretacea* (Bieb.) Sojak, *Psephellus declinatus* (Bieb.) C. Koch, *Eremurus tauricus* Stev., *Hesperis steveniana* DC., *Nonea taurica* (Ledeb.) Ledeb. и др.).

Крымско-новороссийский, эвксинский, кавказско-эвксинский и кавказский элементы при необходимости могут быть соподчинены и группе восточносубсредиземноморских связующих видов, но при всевозможных статистических доказательствах эндемики и субэндемики этих провинций вероятно лучше рассматривать и учитывать отдельно, по возможности подразделяя их на дериваты бореальных и древнесредиземноморских флор.

14. Понтическо-южносибирский элемент (pontic-southsiberian element). Виды этого элемента в своем распространении охватывают Понтическо-Южносибирскую подобласть (или ее большую часть), которая в принимаемом здесь объеме в основном соответствует Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразиатской степной области в понимании Лавренко (1950, 1970), Понтическо-Южносибирской области в понимании H. Meusel с соавт. (1965—1992), Понтической провинции в понимании А. Л. Тахтаджяна (1970). Понтическо-Южносибирская подобласть Циркумбореальной области является переходной, связующей бореальные и древнесредиземноморские флоры, поэтому многие связующие виды, такие как, например, понтическо-древнесредиземноморские, выделяемые некоторыми авторами в самостоятельную группу, включаются мною на данном этапе работы в понтическо-южносибирский элемент. Многие виды этого элемента по существу являются связующими, для них характерно наличие более или менее значительных иррадиаций как в более северные, так и в древнесредиземноморские районы. Понтическо-южносибирскими являются *Stipa pennata* L., *S. capillata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Artemisia armeniaca* Lam., *A. pontica* L., *A. austriaca* Jacq., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb. s. l., *Centaurea adpressa* Ledeb., *C. apiculata* Ledeb., *Hypericum elegans* Steph. ex Willd., *Echinops sphaerocephalus* L., *Carduus uncinatus* Bieb. и др.

15. Понтический элемент (pontic element). Европейские степные виды, распространение их на восток обычно ограничено Поволжьем или бассейном р. Урал. Понтическая провинция в принимаемом здесь объеме включает все европейские провинции Евразиатской степной области Лавренко (1950, 1970) и Понтическо-Южносибирской области Meusel с соавт. (1965—1992). Понтическими являются *Astragalus asper* Jacq., *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link, *Caragana mollis* (Bieb.) Bess., *Carduus hamulosus* Ehrh., *Inula germanica* L., *Centaurea substituta* Czer., *Limonium platyphyllum* Lincz., *Isatis campestris* Stev. ex DC., *Iris pumila* L.: и др.

16. Общедревнесредиземноморский элемент (pantethyan element). Виды, ареалы которых широко представлены по крайней мере в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях Древнего Средиземья без явного предпочтения одной из них (*Geranium rotundifolium* L., *Euphorbia chamaesyce* L., *Scandix pecten-veneris* L., *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm., *Clypeola jonthlaspi* L., *Neotorularia torulosa* (Desf.) Hedge et J. Leonard, *Neslia apiculata* Fisch. et C. A. Mey. и др.).

17. Средиземноморский элемент (mediterranean element). Виды флористического ядра Средиземноморской области с ареалами, охватывающими 2 и более ее провинции, и встречающиеся в определяющих ее растительных формациях (*Lonicera etrusca* Santi, *Cistus salvifolius* L., *Orlaya daucoides* (L.) Greuter, *Vitex agnus-castus* L. s. str., *Erica arborea* L., *Teline monspessulana* (L.) C. Koch, *Psoralea bituminosa* L., *Juniperus oxycedrus* L., *Crithmum maritimum* L., *Pancratium maritimum* L. и др.).

18. Восточно-средиземноморский элемент (east-mediterranean element). Виды, распространение которых приурочено к Восточносредиземноморской провинции; на Кавказе обычно представлены лишь эксклавы их ареалов (*Arbutus andrachne* L., *Asphodeline lutea* (L.) Reichenb., *Onosma visianii* Clementi, *Hippocrepis emeroides* (Boiss. et Sprun.) Czer. и др.).

19. Ирано-туранский элемент (irano-turanian element). Характерные виды Ирано-Туранской области, широко распространенные в 2 и более ее провинциях (*Atraphaxis spinosa* L., *Onobrychis cornuta* (L.) Desv., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Sibert et Voss, *Astragalus camptoceras* Bunge, *A. campylorrhynchus* Fisch. et

C. A. Mey., *Cotoneaster nummularius* Fisch. et C. A. Mey., *Lycium ruthenicum* Murray, *Alhagi pseudalhagi* (Bieb.) Fisch., *Xeranthemum longepapposum* Fisch. et C. A. Mey., *Campyloptera carnea* (Banks et Soland.) Botsch. et Vved., *Cardaria chalepensis* (L.) Hand.-Mazz., *Caragana grandiflora* (Bieb.) DC. и др.).

20. Армено-иранский элемент (armeno-iranian element). Виды, ареалы которых приурочены к Армено-Иранской провинции — одному из основных центров ирано-туранской флоры (*Astracantha aurea* (Willd.) Podlech, *Carduus onopordioides* Fisch. ex Bieb., *Aethionema fimbriatum* Boiss., *Astragalus cancellatus* Bunge, *A. caraganae* Fisch. et C. A. Mey., *Physoptychis caspica* (Habl.) V. Boczantzeva, *Acantholimon glumaceum* (Jaub. et Spach) Boiss., *Gypsophila aretioides* Boiss., *Acanthophyllum mucronatum* C. A. Mey., *Zygophyllum atriplicoides* Fisch. et C. A. Mey. и др.).

Вероятно, впоследствии можно будет отдельно выделить группу центральноанатолийско-армено-иранских связующих видов (*Cicer anatolicum* Alef., *Aethionema armenum* Boiss.). Число таких видов во флоре Кавказа невелико, северо-восточный предел их распространения в основном ограничен армено-иранскими районами Малого Кавказа. Центральноанатолийская провинция, самостоятельность которой не бесспорна, в сущности является переходной между Восточносредиземноморской, Армено-Иранской и в меньшей мере Эвксинской провинциями; роль центральноанатолийского центра эндемизма в сложении кавказской флоры, вероятно, не велика, собственно центральноанатолийские виды (как, например, *Astracantha condensata* (Ledeb.) Podlech) видимо, не достигают Кавказа.

21. Гирканский элемент (hyrcanian element). Эндемики и субэндемики Гирканской провинции. Типичными представителями этого элемента являются *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., *Albizia julibrissin* Durazz. s. str., *Gleditsia caspia* Desf., *Buxus hyrcana* Pojark., *Ilex hyrcana* Pojark., *Alnus subcordata* C. A. Mey., *Frangula grandiflora* (Fisch. et C. A. Mey.) Grub. и др.

22. Туранский элемент (turanian element). Виды, центр тяжести ареалов которых находится в Туранской провинции; преимущественно это представители пустынной и полупустынной растительности (*Eremosparton aphyllum* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey., *Astragalus lehmannianus* Bunge, *A. longipetalus* Chater, *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, *Neotorularia contortuplicata* (Stephan) Hedge et J. Leonard, *Suaeda dendroides* (C. A. Mey.) Moq., *Isatis boissierana* Reichenb. fil. и др.).

23. Европейско-средиземноморский элемент (euro-mediterranean element). Группа связующих видов между Циркумбореальной и Средиземноморской областями. Формы ареалов видов этой группы весьма близки к таковым западнопалеарктических видов, но сами ареалы значительно меньше. В циркумбореальной области их распространение обычно ограничено Кавказско-Европейской подобластью и Понтической провинцией. В Древнем Средиземье их ареалы охватывают все Средиземноморье или его бо́льшую часть, многие из них имеют участки ареалов и в западных районах Ирано-Туранской области, особенно часто в Гирканской провинции. Сюда отнесены *Sherardia arvensis* L., *Carex distans* L., *Geranium molle* L., *G. dissectum* L., *G. columbinum* L., *Heliotropium eueropaeum* L., *Coronopus squamatus (Forssk.) Asch., Mercurialis annua* L. и др.

24. Субсредиземноморский элемент (submediterranean element). Группа связующих видов с ареалами, приуроченными к зоне контакта Циркумбореальной и Средиземноморской областей, без явного предпочтения одной из них. Спорадически некоторые субсредиземноморские виды встречаются и в западных районах Ирано-Туранской области, часто распространение их здесь ограничено только Гирканской провинцией. В отличие от европейско-средиземноморских субсредиземноморские

виды менее широко распространены как в Средиземноморье (обычно приурочены к его северной половине), так и в Циркумбореальной области, где они чаще ограничены только южной половиной Кавказско-Европейской подобласти. К субсредиземноморским отнесены *Quercus pubescens* Willd. s. l., *Castanea sativa* Mill., *Ostrya carpinifolia* Scop., *Cornus mas* L., *Euonymus latifolia* (L.) Mill., *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm., *Aegonychon purpureocaeruleum* (L.) Holub, *Xeranthemum cylindraceum* Sibth. et Sm., *Arabis turrita* L. и др.

25. Восточно-субсредиземноморский элемент (east-submediterranean element). Довольно разнородная группа связующих видов, распространение которых приурочено к зоне контакта 3 областей — Циркумбореальной, Средиземноморской и Ирано-Туранской. Ареалы относимых сюда видов весьма различны, но охватывают ту или иную значительную часть территории на пространстве от Иллирийской провинции до Копетдага и от Понтической провинции до Сирии и Ирана (*Asparagus verticillatus* L., *Alyssum hirsutum* Bieb., *A. trichostachyum* Rupr., *Erysimum cuspidatum* (Bieb.) DC., *Argyrolobium biebersteinii* P. W. Ball, *Juniperus foetidissima* Willd. и др.).

26. Гиркано-эвксинский элемент (hyrcano-euxine element). Группа связующих видов, основная часть ареалов которых охватывает Эвксинскую и Гирканскую (иногда только ее западную половину) провинции. Многие из них имеют четко выраженное дизъюнктивное распространение (*Leptopus colchicus* (Fisch. et C. A. Mey. ex Boiss.) Pojark., *Daphne pontica* L. s. str.); целый ряд видов этой группы более или менее широко распространен по территории Кавказской провинции, а ареалы некоторых из них охватывают и Иллирийскую провинцию (*Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Corylus colurna* L., *Astragalus glycyphylloides* DC.). Многие гиркано-эвксинские виды имеют эксклавы ареалов в Восточносредиземноморской, Центрально-анатолийской и Армено-Иранской провинциях (*Fagus orientalis* Lipsky, *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex Iljinsk., *Smilax excelsa* L.). Гиркано-эвксинскими также являются *Alnus barbata* C. A. Mey., *Vaccinium arctostaphylos* L., *Geranium gracile* Ledeb., *Scabiosa amoena* J. Jacq. и др.

При более общем анализе флор большинство гиркано-эвксинских видов могут быть включены в эвксинский географический элемент (либо отнесены к кавказско-эвксинским видам), так как основная часть их современных ареалов находится в Эвксинской провинции.

27. Кавказско-гирканский элемент (caucaso-hyrcanian element). Ареалы этих видов ограничены Гирканией и Восточным Кавказом. Наиболее типичные представители этой группы видов по сути являются гирканскими элементами с реликтовыми участками ареалов в восточной части Кавказской провинции (*Acer velutinum* Boiss., *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., *Hedera pastuchowii* Woronow, *Calycocorsus tuberosus* (Fisch. et C. A. Mey.) Rauschert).

28. Кавказско-армено-иранский элемент (caucaso-armeno-iranian element). Связующие виды, в распространении которых не выявлено явного предпочтения одной из этих провинций (*Astragalus maximus* Willd., *Carex kotschyana* Boiss. et Hohen.).

29. Турано-кавказский элемент (turano-caucasian element). В основном это эндемики и субэндемики туранских территорий Кавказа (*Neotorularia eldarica* (Grossh.) V. E. Avet., *Astragalus albanicus* Grossh., *A. johannis* Rzazade, *A. kabristanicus* Grossh. и др.). В систематическом отношении они часто слабо обособлены, их ближайшими родственниками являются армено-иранские, реже кавказские и туранские виды.

Подразделения адвентивных видов на географические элементы не проводилось. При географическом анализе флор адвентивные виды необходимо отделять от аборигенных, тем более что заносными для Кавказа являются не только многие широкораспространенные виды, но и целый ряд представителей древнесредиземноморских и бореальных флор.

Предлагаемая система носит предварительный характер, так как основана на анализе распространения около 3000 видов сосудистых растений флоры Кавказа (т. е. учтено около половины всех видов), но тем не менее она вполне может быть взята за основу для географического анализа региональных кавказских флор.

Выражаю свою искреннюю благодарность Ю. Л. Меницкому за просмотр рукописи и ценные замечания по ее содержанию.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48890).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР / Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л., 1980. С. 10—20.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 530—548.

Лавренко Е. М. Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти Степной области Евразии // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 609—625.

Портениер Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 76—84.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 148 с.

Davis P. H. Introduction // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 1—26.

Good R. The geography of the flowering plants. London, 1947. 403 p.

Good R. The geography of the flowering plants. 3d ed. London, 1965. XVI, 518 p.

Hayek A. Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin, 1926. 409 S.

Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena; Stuttgart; New York, 1965—1992. Bd 1—3.

Zohary M. Geobotanical foundations of the Middle East. Stuttgart; Amsterdam, 1973. Vol. 1, 2. 739 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1999

SUMMARY

A system of geographical elements and groups of linking species is proposed based on the distribution area analysis of ca. 3000 species of Caucasian vascular plants. Brief descriptions of these geographical elements and groups of linking species (Pluriregional, Holarctic, Palearctic, West-Palearctic, South-Palearctic, Panboreal, Circumboreal, Eurosiberian, Caucaso-European, Caucasian, Caucaso-Euxine, Euxine, Crimean-Novorossiysk, Pontic-Southsiberian, Pontic, Pantethyan, Mediterranean, East-Mediterranean, Irano-Turanian, Armeno-Iranian, Hyrcanian, Turanian, Euro-Mediterranean, Submediterranean, East-Submediterranean, Hyrcano-Euxine, Caucaso-Hyrcanian, Caucaso-Armeno-Iranian, Turano-Caucasian) are presented.

УДК 561

© Г. А. Елина, Л. В. Филимонова

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРО-ЗАПАДА КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА В ГОЛОЦЕНЕ

G. A. ELINA, L.V. FILIMONOVA. DYNAMICS OF VEGETATION IN NORTH-WEST OF COLA PENINSULA IN HOLOCENE

Рассмотрены вопросы становления и динамики зональной растительности в позднеледниковье и голоцене на северо-западе Кольского п-ова в полосе между современными северотаежными лесами и тундрой. Основанием послужили 3 оригинальные спорово-пыльцевые диаграммы (СПД), 2 из которых характеризуют сосновые леса в самом северном их положении, третья — территорию контакта тундры и лесотундры. Расстояние между разрезами не превышает 60—70 км, это позволило не только провести сравнительный анализ динамики палеорастительности разных географических зон, но и проследить «движение» границы между тайгой и тундрой во времени и пространстве. Факты свидетельствуют, что на западе исследованного региона около 9300 лет назад (л. н.) тундра «уступила» место березовым лесам, а 7800 л. н. — сосновым, которые сохранились до настоящего времени. На севере территории смены на зональном уровне происходили дважды: около 8000 л. н. тундра впервые сменилась лесами, которые уже 4800 л. н. были вновь вытеснены тундровой растительностью.

Ключевые слова: палеорастительность, динамика, Кольский полуостров.

Северо-запад Кольского п-ова представляет значительный интерес с точки зрения выяснения пространственно-временных взаимоотношений тундровых и таежных экосистем в послеледниковое время. Современное положение границы между ними является результатом всего хода развития природы в последние 10 тыс. лет, в течение которых граница постоянно перемещалась в пространстве: в первой половине голоцена — на север, во второй — на юг.

Установить, каковы были эти «подвижки» в пространстве и времени на северо-западе Кольского п-ова — цель настоящей статьи. Но столь же значимым является сравнительный анализ закономерностей динамики растительности в послеледниковое время на западе и севере изучаемого региона.

История растительности северо-запада Кольского п-ова оценивается по 3 авторским спорово-пыльцевым диаграммам (СПД). Палеогеографическое изучение этой территории проводилось и ранее, но СПД в литературе не публиковались. Известны фрагментарные данные по растительности позднеледниковья и голоцена, выполненные Е. С. Малясовой (1960). В этом регионе работала и известный палинолог Р. М. Лебедева, которая опубликовала ряд СПД из центральной и южной частей Кольского п-ова и составила картосхемы палеорастительности голоцена для всей территории полуострова (Лебедева, 1977, 1984; Елина, Лебедева, 1982; Лебедева, 1984; Lebedeva, 1987). Но даже в одном из последних палеогеографических обобщений (Величко и др., 1994) говорится об ограниченности палинологических и радиоуглеродных сведений для всего севера Евразии. Нами (Елина и др., 1995) опубликованы 2 СПД из центра полуострова, одна из которых может иметь статус стандартной. Значительно больше данных по палеогеографии северной Фенноскандии: Норвегии и Финляндии (Hicks, 1977; Hyvärinen, 1975, 1976, 1985; Mäkelä et al., 1994; Hyvärinen, Mäkelä, 1996; Moe et al., 1996; Seppä, 1996; Vàsari et al., 1996).

Необходимость проведения специальной экспедиции была продиктована слабой палеогеографической изученностью северо-запада полуострова. В числе ее первоочередных задач было получение разрезов, наиболее репрезентативных для оценки истории растительности этой территории. Внимание обращалось и на отбор субрецентных спектров из наиболее характерных местообитаний. Кроме того выполнялись геоботанические описания основных типов растительности лесов и болот, изучалась стратиграфия торфяных залежей преобладающих типов болот. В торфяных и подстилающих их минеральных отложениях были отобраны несколько разрезов на палеоботанический, палинологический и радиоуглеродный анализы. К настоящему времени получены 3 СПД: 2 — из северной полосы северной тайги, с территории заповедника «Пасвик» (условно — запад), 1 — из лесотундры, в которую внедряются тундровые сообщества (условно — север).

Статья написана Г. А. Елиной, которая вместе с Л. В. Филимоновой провела в 1996 г. экспедиционные исследования. Спорово-пыльцевой анализ выполнен Л. В. Филимоновой и Э. И. Девятовой, ботанический анализ торфа — Н. В. Стойкиной, зеленые и сфагновые мхи определены М. А. Бойчук. Радиоуглеродный возраст образцов установлен в Геологическом институте РАН (г. Москва) Л. Д. Сулержицким, предварительная подготовка образцов проведена Ф. А. Романенко.

Природные условия и объекты района исследования

Для территории северо-запада Кольского п-ова характерен средне- и низкогорный рельеф в основном северо-восточной ориентировки. На севере изучаемого региона, к берегу Баренцева моря примыкает цокольное плато, которое покоится на докембрийских кристаллических породах, перекрытых незначительным по мощности слоем рыхлых четвертичных отложений (Атлас..., 1971). Плато пересекают реки Печенга и Титовка, глубоко врезающиеся в основание кристаллических пород. Средняя высота гор составляет 250—400 м над ур. м., максимальная — 631 м. На вершинах гор и высоких гряд скальные породы обычно выходят на дневную поверхность. В заповеднике Пасвик, расположенном вдоль границы с Норвегией, в бассейне р. Паз рельеф волнистый и грядовый ледникового и озерно-ледникового генезиса. Абсолютная высота этой территории 50—95 м, отдельные горы (тунтури) возвышаются до 357 м над ур. м. (Костина, 1995).

Климат северо-западной части Кольского п-ова сложился под влиянием теплых воздушных потоков из северной Атлантики. Поэтому температуры вблизи побережья выше, чем в центре полуострова. Средняя температура января колеблется от –8 °С на побережье моря до –12 °С в 60 км от него. Средняя температура в июле у моря составляет 9 °С, а по линии Никель—Мурманск — 12 °С. Среднегодовое количество осадков на западе 600 мм/год, на севере — примерно 700 мм/год; наибольшее количество осадков выпадает летом и осенью. Суммарная радиация около 55—60 ккал/см^2. Вегетационный период продолжается от 90 до 120 дней (Атлас..., 1971).

В настоящее время в растительном покрове на северо-западе Кольского п-ова представлены тундра, лесотундра и северная тайга (Растительность..., 1980), которые объединены в округа: тундра — в Северный приморский, лесотундра — в Печенгско-Вороньинский, северная тайга — в Лотто-Туломский (Геоботаническое..., 1989). Учитывая достаточную полноту сведений о современной растительности, далее приводятся лишь краткие сведения о ней. Конкретные же описания даны только для болот, где отобраны палинологические разрезы.

В тундрах, которые на севере полуострова протягиваются полосой в 20—30 км вдоль моря, преобладают мелкоерниковые и крупноерниковые типы. Березовое редколесье (полоса лесотундры) из *Betula czerepanovii*[1] и *B. pubescens* примыкает с юга к тундре, но сообщества его проникают по долинам рек далеко на север. Так, по р. Титовка оно «поднимается» почти до п-ова Рыбачий (69° 40′ с. ш.). К березам иногда примешиваются *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*, встречается также *Juniperus sibirica*.

---

[1] Все латинские названия сосудистых растений даны по: Черепанов, 1995.

Западная, приграничная с Норвегией часть территории, где находится заповедник «Пасвик», покрыта сосновыми лесами, которые являются самыми северными в Европе (Природа..., 1996). Эти леса внедряются узким «клином» в полосу березового редколесья примерно на 60 км, до 69° 30′ с. ш. И на территории Финляндии сосновые леса образуют широкий «треугольник», также имеющий субширотную границу. На северо-востоке Финляндии она «поднимается» примерно до 69° 40′ с. ш. (Atlas..., 1988). Широко распространены в заповеднике Пасвик сосняки редкостойные кустарничковые и зеленомошно-лишайниковые, часто к крупновалунным микрорельефом. Типичны сосняки кустарничково-сфагновые на оторфованных почвах. Болота занимают 35 % площади; среди них отмечены грядово-мочажинные сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые типы (Костина, 1995). Нами описаны еще ряд типов: приречные кочкарно-осоковые евтрофные болота с широкой олиготрофной периферией, с глубиной торфа 0.5—1.0 м; на плоских моренных равнинах — сосново-кустарничково-сфагновые мезоолиготрофные болота, также мелкозалежные (глубина торфа 0.3—0.5 м). Реже встречаются небольшие приозерные осоково-сфагновые и шейхцериево-сфагновые мезотрофные болота с олиготрофной периферией и более глубокой залежью.

По болотному районированию весь северо-запад Кольского п-ова относится к провинции крупнобугристых болот (Кац, 1971), что отмечают и другие болотоведы (Пьявченко, 1955; Боч, 1989). Для провинции типичны и аапа болота, в которых часты «низкие, плоские бугрообразные площадки с непрочной мерзлотой» (Кац, 1971 : 67). В зоне лесотундры, в полосе от г. Мурманска до р. Титовка, мы отмечали многочисленные мелкобугристо-топяные болота, но не видели крупнобугристых. Некоторые бугры в теплое лето 1996 г. не имели вечной мерзлоты, хотя преобладали все же бугры с мерзлым основанием, залегающим на глубине 50—60 см.

Болото Властинсуо (рис. 1) расположено вблизи южной границы заповедника Пасвик. Здесь в 2 разрезах отобраны образцы на все виды анализов. Абсолютные отметки поверхности болота — 95 м над ур. м., суходольного берега, окружающего болото, — 100 м. Болото занимает глубокую депрессию, в центре которой сохранилось озеро около 150 м в диам. Его окружает осоково-сфагновое сообщество, сложенное *Carex paupercula*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum lindbergii*, *S. balticum*[2]. К берегу озера примыкает сообщество из *Carex rostrata*, *C. rotundata* и *Sphagnum majus*. Вся топяная полоса окружена сосново-кустарничково-сфагновым редколесьем с очень резко обозначенной границей между ними. Здесь под редким пологом из сосны обильны *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, реже встречаются *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxycoccus palustre*. Среди мхов преобладают *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. nemoreum*, *Pleurozium schreberi*. Торфяная залежь вблизи берега озера достигает 4 м. Болото окружено сосняком брусничным лишайниково-зеленомошным.

Мелкобугристое болото Никель (рис. 1) примыкает к озеру Палоярви и расположено на высоте 185 м над ур. м. К востоку и северу от него находятся тунтури (254 и 371 м). Бугры на болоте поднимаются над топями на 60—70 см и занимают около 40 % площади. На одном из таких бугров отобраны образцы на все виды анализов. На буграх доминируют *Salix glauca*, *S. lapponum*, *Empetrum hermaphroditum*. Реже встречаются *Betula nana*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea* и совсем редко — *Betula czerepanovii*. На топяных участках распространены *Eriophorum polystachion*, *Carex paupercula*, *Rhynchospora alba*, *Drepanocladus fluitans*, *D. exannulatus*. В полосе вдоль озера обильны *Carex rostrata*, *Filipendula ulmaria*, *Potentilla erecta*, *Parnassia palustris*, *Galium uliginosum*, *Comarum palustre*; встречаются *Juniperus sibirica* и *Vaccinium myrtillus*.

---

[2] Латинские названия мхов даны по: Абрамова и др., 1961.

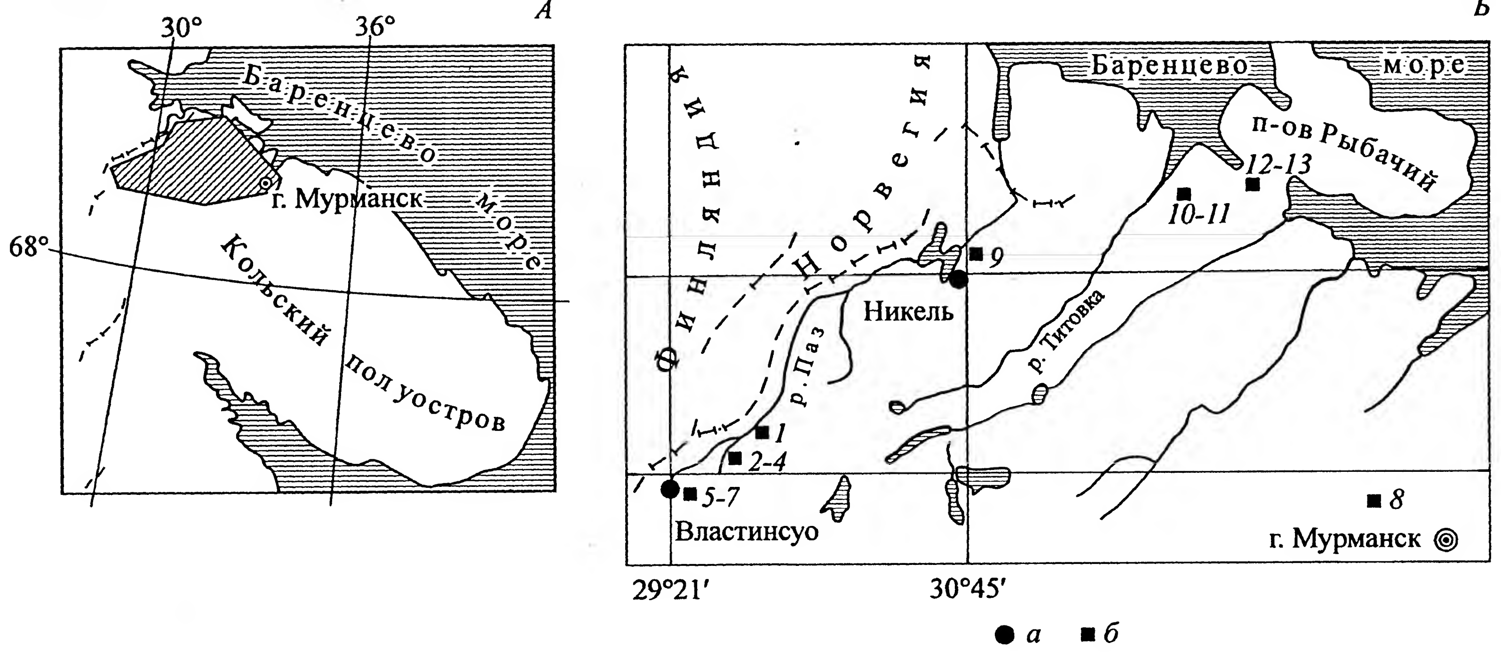


Рис. 1. Район исследования.

А — положение модельной территории на Кольском п-ове. *Б* — модельная территория. *а* — спорово-пыльцевые диаграммы Властинсуо (1 и 2) и Никель, *б* — точки отбора субрецентны спектров (их номера те же, что и в табл. 1).

Результаты исследований

СПД Властинсуо-1 (69° 03′ с. ш. и 29° 21′ в. д.) получена из наиболее глубокой части болота (рис. 2). Образцы в разрезах отобраны буром Инсторф с частотой от 2 до 25 см. Здесь датированы по ^{14}C 2 образца: на глубине 260—270 см, в торфе — 3540 ± 120 (ГИН-9310) лет назад (л. н.); 412—424 см, в сапропеле — 8010 ± 230 (ГИН-9311) л. н. Возраст придонных слоев, установленный по палинологическим данным, составляет около 10 2000 лет.

СПД достаточно четко делится на 6 фаз. Все фазы различны по составу растительности: 1-я имеет лесотундровый характер, 2-я тундровый, остальные — лесной. В укороченной фазе 2, которая предшествует глобальному потеплению, отмечено много смятой, минерализованной и корродированной пыльцы *Pinus* и особенно *Picea*, но в фазе 3 зерна уже чистые, «живые». О. Ф. Дзюба (1996) также считает, что количество дефектной пыльцы соответствует чаще границам палинозон, которые обычно приходятся на время глобальных изменений климата. В древесных спектрах преобладает в основном пыльца сосны и березы; в придонных слоях заметно повышенное количество *Betula nana* и *B. czerepanovii*. Пыльца широколиственных пород и лещины спорадически встречается во время лесной фазы климатического оптимума голоцена (причем при 10-кратном увеличении кривая суммы этой пыльцы имеет даже связный характер). Состав пыльцы трав предельно беден и более или менее выражен только в придонных слоях. Здесь же отмечено довольно много пыльцы *Artemisia* и отдельные зерна *Isoëtes*. Интерес представляют кривые спор *Polypodiaceae* и *Lycopodiaceae*, максимально представленные в фазу 3.

СПД Властинсуо-2. Расчетный возраст ее базального слоя составляет примерно 4000 лет (рис. 3). Зональные элементы ее спорово-пыльцевых комплексов совпадают с главной СПД почти полностью. Зато пыльца кустарничков и трав имеет свои локально-региональные черты. В кустарничковых спектрах очень много пыльцы *Ericales* (в основном *Vaccinium*), которая транспортировалась, скорее всего, из наземного яруса сосняков, окружающих болото. А пыльца *Rubus chamaemorus* имеет «болотное» происхождение.

Две приведенные СПД с одного очень маленького болота, совмещенные друг с другом, представляют большой интерес не только для коррекции состава зональной и локальной палеорастительности, но и в методическом плане.

В диаграмме ботанического состава торфа из центра болота Властинсуо (рис. 4) показано соотношение растительных остатков (%), а также кривые степени разложения торфа (R, %) и индекс влажности (ИВ) палеосообществ (Елина, Юрковская, 1992). Диаграмма достаточно четко делится на 10 стадий, различающихся по влажности, уровню грунтовых вод (УГВ) и трофности (первые 3 стадии евтрофные, остальные — мезоолиготрофные). Границы стадий имеют расчетные датировки, основанные на 2 радиоуглеродных датах и данных по приросту торфа. На протяжении развития болота, при преобладании высокой влажности, в отдельные периоды она снижалась до средней: около 6800 л. н. и от 3800 до 3600 л. н. Последнее было, вероятно, следствием изменений общей гидрологической ситуации в сторону несколько большей «сухости». Формирование олиготрофного сосново-кустарничково-сфагнового кольца произошло около 2500 л. н. (рис. 3).

СПД Никель (69° 27′ с. ш. и 30° 45′ в. д.) получена из обнажения невысокого торфяного бугра на мелкобугристо-топяном болоте Никель (рис. 5). Глубина разреза 135 см, образцы отобраны в основном через 5 см. Разрез представлен торфом, подстилаемым песком с валунами. Абсолютные датировки получены: с глубины 65—70 см — 2060 ± 40 (ГИН-9314); 110—115 см — 6890 ± 50 (ГИН-9315) л. н. Расчетный возраст базального слоя 9000 лет. Сопряженный анализ радиоуглеродных и палинологических данных показал, что первая дата не согласуется с характером спорово-пыльцевых спектров. Считаем, что она сильно омоложена, вероятно, вслед-

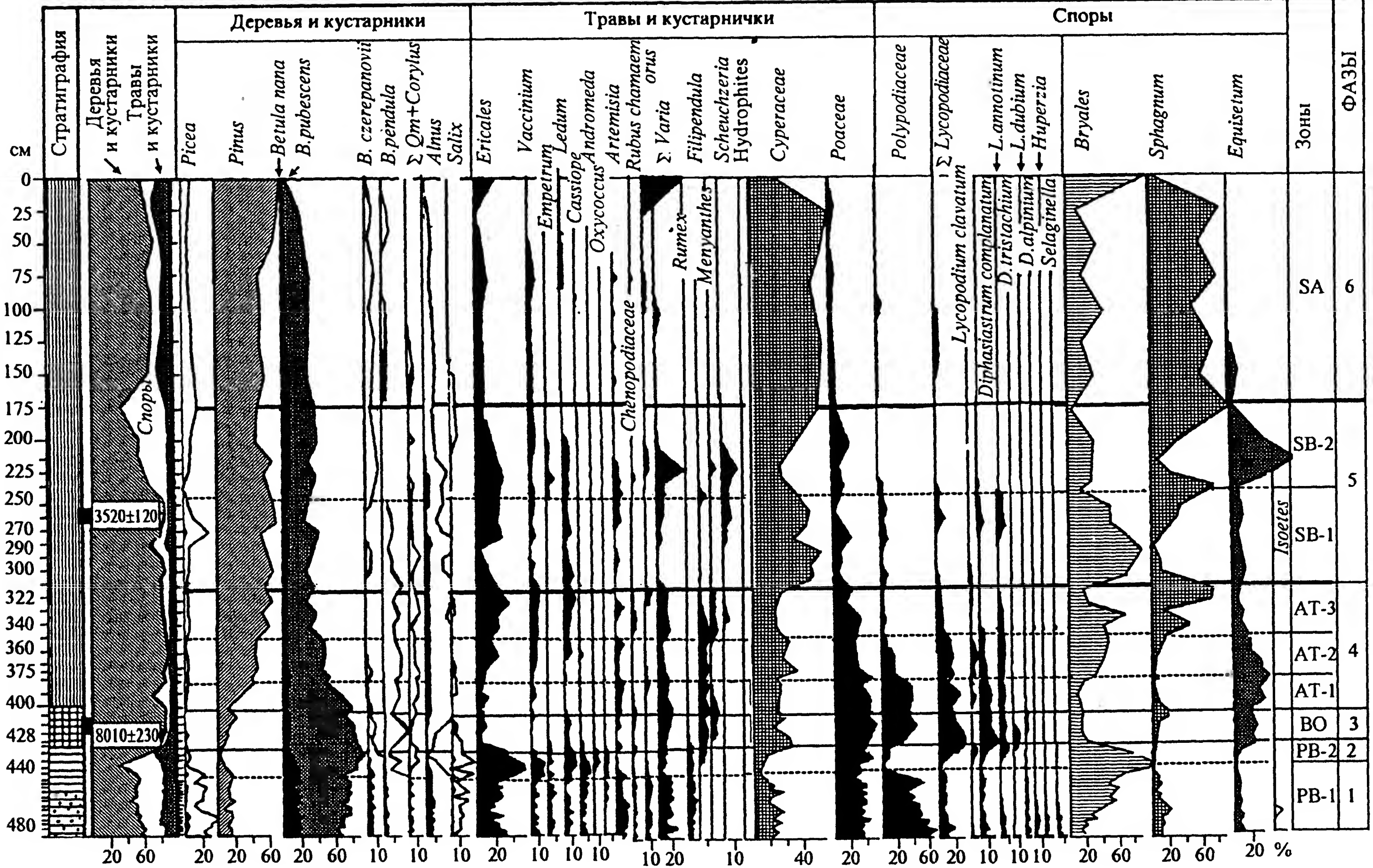


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма Властинсуо-1.

В колонке «стратиграфия» представлены сверху вниз: торф, сапропелевидный торф, сапропель, глина массивная, супесь.

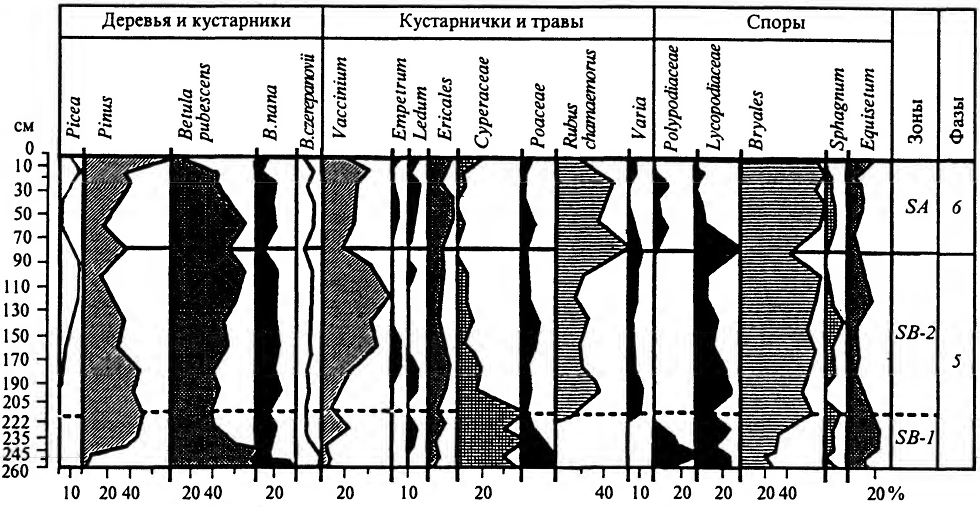


Рис. 3. Сокращенная спорово-пыльцевая диаграмма Властинсуо-2.

Не показаны стратиграфия и колонка общего состава пыльцы и спор: в фазах 5 и 6 она почти буквально повторяет таковую на СПД Властинсуо-1; не расшифрованы группы Varia и *Lycopodiaceae*. Данные по пыльце *Picea* и *Betula czerepanovii* приведены в ‰, по остальным таксонам — в %.

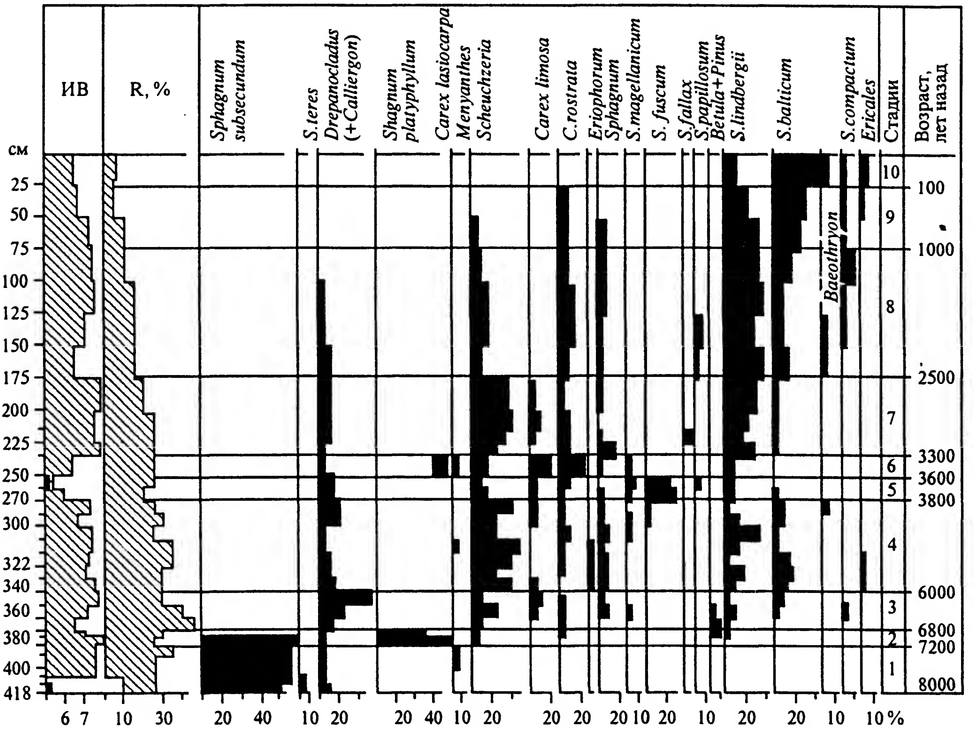


Рис. 4. Диаграмма ботанического состава торфа скважины 3 болота Властинсуо (см. СПД Властинсуо-1).

Общая сумма растительных остатков составляет 100 %. Слева показаны индекс влажности (ИВ) палеосообществ и степень разложения торфа (R, %), справа — стадии, с обозначением возраста их границ.

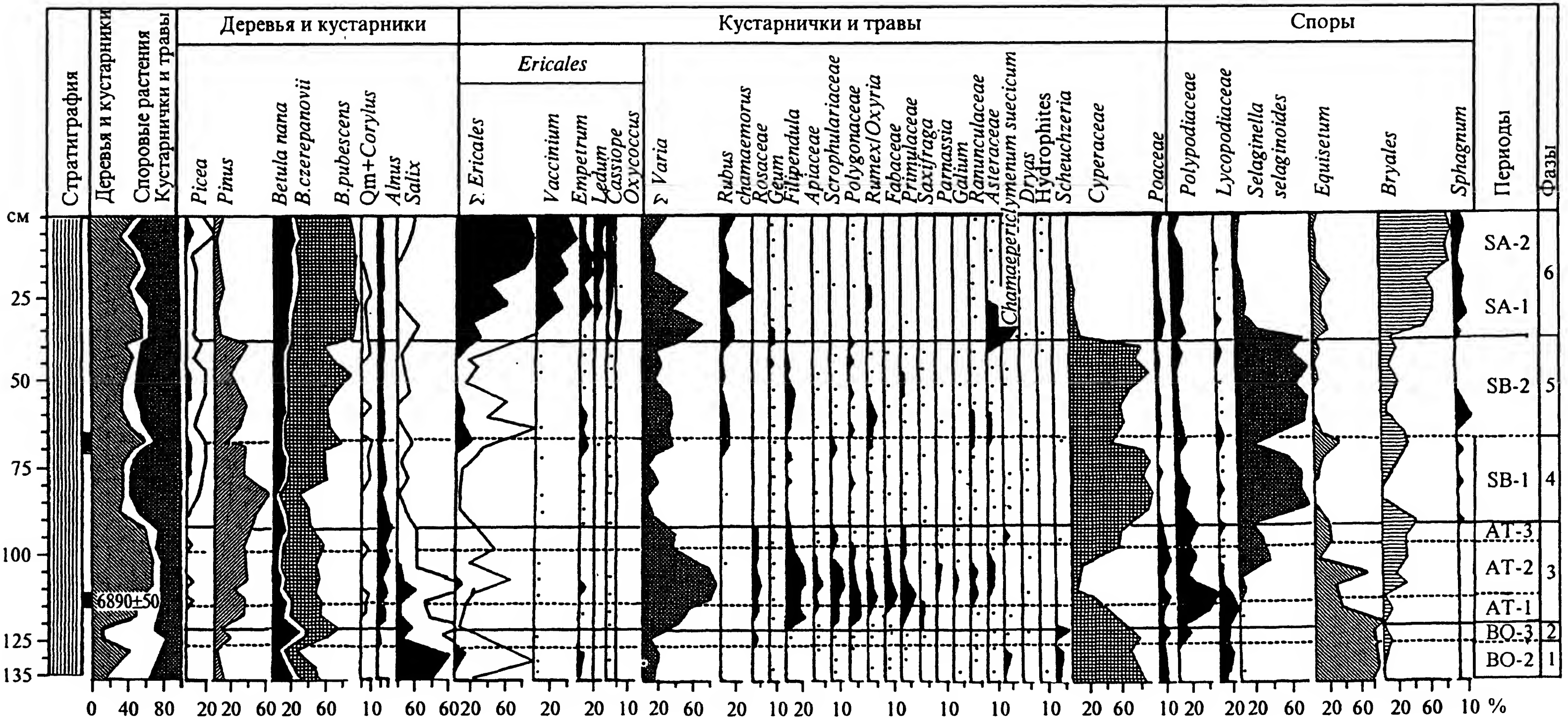


Рис. 5. Спорово-пыльцевая диаграмма Никель.

Таксоны пыльцы и спор даны в основном в %; при очень малом их количестве — в ‰ (в последнем случае они показаны точками). В колонке «стратиграфия» вертикальными линиями показан торф.

ствие проникновения живых корней со склона бугра. Подтверждением служат отдельные показатели в СПД Ловозеро, где уже на глубине 20 см отмечен возраст 1960 ± 80 лет (Елина и др., 1995), а также стратиграфия торфа этих 2 болот.

СПД Никель, уникальная по выразительности всех кривых пыльцы и спор, делится на 6 фаз. По характеру спектров фазы 1 и 2 имеют тундровый облик; 4—6 — лесотундровый, 3 — лесной (в АТ-1 и АТ-3 — северотаежный, а в АТ-2 — среднетаежный). Интересно, что в ВО на поверхности пыльцевых зерен часты черные точки, иногда полностью покрывающие их поверхность. В чем причина этих нарушений? Скорее всего, она определена (как и в РВ-2 на западе исследованного региона) неблагоприятными природными условиями (мерзлотой ?) и проникновением ожелезненных вод.

Все фазы этой диаграммы в отличие от СПД Властинсуо имеют ярко выраженные черты. Среди них преобладание пыльцы *Pinus sylvestris* только в середине голоцена, а пыльцы *Betula pubescens* с примесью *B. czerepanovii* — в конце его; постоянное присутствие *B. nana* и *Salix* с четко выраженными максимумами в начале голоцена; незначительное количество пыльцы широколиственных деревьев (это в основном *Ulmus* и *Corylus*), которые никогда не образуют связной кривой; обилие и разнообразие пыльцы трав особенно в теплое время; четко выраженный максимум пыльцы *Ericales* в последнюю фазу; огромное количество спор *Selaginella selaginoides* в середине голоцена.

СПД Никель с трудом коррелирует с диаграммами из северной Фенноскандии, синхронны лишь отдельные палинологические уровни. Поэтому ниже приведены характерные особенности, присущие в большинстве своем только данной СПД. 1) Нижний максимум пыльцы *Salix* в ВО (по: Y. Vasari с соавт., 1996), возраст верхней границы этого пика равен примерно 9000 лет). 2) Нижний максимум пыльцы *Betula nana* в ВО. 3) Повышение кривой пыльцы *Pinus* и уменьшение количества пыльцы *Betula* на границе ВО/АТ (8000 л. н.). По H. Hyvärinen (1985), это происходило между 8780 ± 130 и 7030 ± 130 л. н.; по Vasari с соавт. (1996) — около 8000 л. н. 4) Максимум пыльцы древесных пород и трав — 6000—6500 л. н. 5) Начало кривой пыльцы *Picea* — 4800 л. н. 6) Первый максимум спор *Selaginella selaginoides* — от 4700 до 3600 л. н. 7) Втоорой максимум спор *S. selaginoides* — от 3400 до 2800 л. н. 8) Начало кривой пыльцы *Rubus chamaemorus* и *Ericales* — 3700 л. н. 9) Резкое повышение кривой пыльцы *Ericales* — примерно 2600 л. н. 10) Снижение количества спор *S. selaginoides* — 2500 л. н. Значение зонального порядка имеют 1—4-й и 9-й палинологические уровни, черты остальных сложились под влиянием региональных и локальных природных условий.

В диаграмме ботанического состава торфа (рис. 6), построенной по тому же принципу, как и для Властинсуо (рис. 4), отчетливо выделяются 6 стадий, в которых преобладали те или иные палеосообщества (ПС). Они описаны здесь более подробно, чтобы привлечь в дальнейшем эти данные для подтверждения выводов о времени становления вечной мерзлоты.

1. ПС из *Betula*, *Equisetum*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex cespitosa*. Судя по составу растительных остатков, в ПС имелись небольшие повышения микрорельефа, на которых и поселялась береза, а понижения были заняты более гидрофильными растениями. R — 40 %, ИВ — 6—7, УГВ на кочках ниже поверхности на 15—20 см; влажная стадия. Время распространения примерно 9000—8000 л. н.
2. ПС из *Betula*, *Carex cespitosa*, *C. rostrata*. R — 35—40 %, ИВ: минимальный — 3, средний — 5, УГВ ниже поверхности на 10—15 см; средневлажная стадия. Время 8000—4900 л. н.
3. ПС из *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* и *Eriophorum* sp., с примесью *Betula*. R — 30 %, ИВ — 4.5—5.0, УГВ ниже поверхности на 15 см; средневлажная стадия. Время 4900—3600 л. н.
4. ПС из *Betula* и *Eriophorum* (*vaginatum*) с участием *Ericales*. R — 30—40 %, ИВ: минимальный — 2.5, средний — 3—4, УГВ ниже поверхности на 25—30 см; относительно «сухая» стадия. Время 3600—2500 л. н.

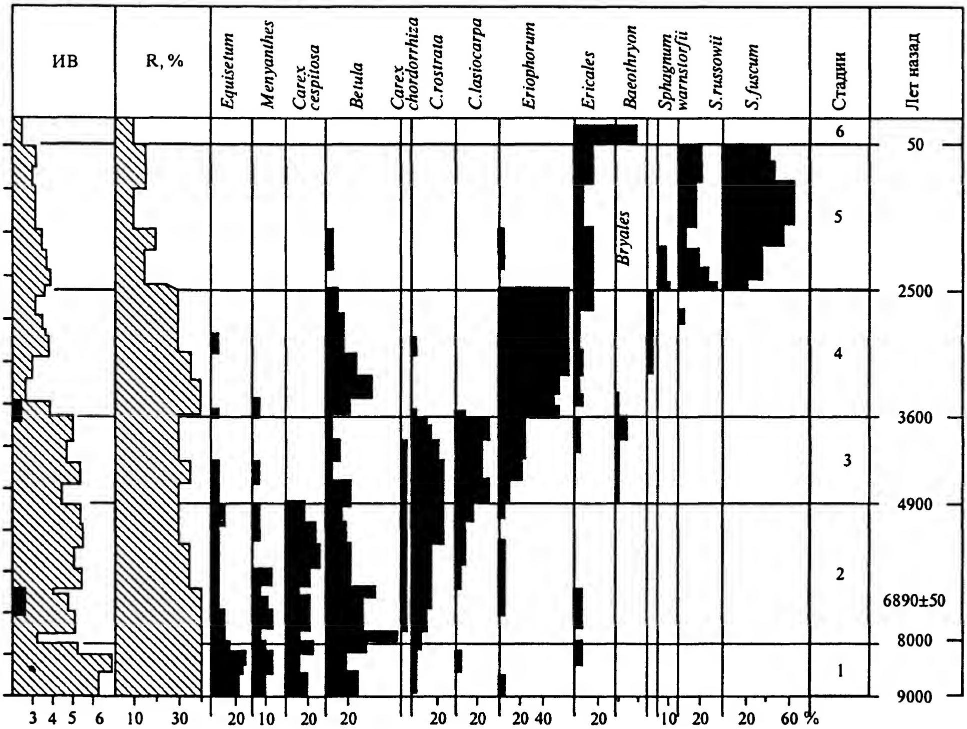


Рис. 6. Диаграмма ботанического состава разреза бугра на бугристо-топяном болоте «Никель» (см. СПД Никель).

Обозначения те же, что и в рис. 4.

5. ПС из *Ericales*, *Sphagnum fuscum*, *S. russowii*. R — 10—15 %, ИВ — 3.0—3.5, УГВ ниже поверхности на 30—35 см; «сухая» стадия. Время 2500—50 л. н.

6. ПС из *Ericaceae*, с небольшим участием *Sphagnum fuscum* и *S. russowii*. R — 10 %, ИВ — 2.5, УГВ — 35—40 см; «сухая» стадия. Время — последние 50 лет.

Приведенные данные показывают, что с 9000 до 3600 л. н. на болоте господствовали евтрофные древесно-травяные и травяные сообщества; формирование бугров начинается после 3600 л. н., а около 2500 л. н. в буграх появляется вечная мерзлота, обозначенная на диаграмме резкой сменой растительности на болоте.

Динамика палеорастительности

Все реконструкции палеорастительности основаны на 3 авторских СПД. Они опираются на 13 субрецентных спектров, полученных нами в районе исследования (табл. 1). Как видно из табл. 1, в зоне сосновых лесов везде преобладает пыльца сосны, карликовой березы, ерикоидных кустарничков, много спор зеленых мхов, иногда плаунов. В полосе лесотундры больше всего пыльцы сосны (ближайшие сосняки находятся на расстоянии 90—100 км) преобладает карликовая береза, иногда — ива; высокую значимость имеют ерикоидные кустарнички и зеленые мхи. Локальную значимость имеют разнотравье, папоротники и плауны. Столь же характерными являются соотношения групп в общем составе: в таежной зоне главенствует пыльца деревьев, в тундровой — все группы имеют примерно равное значение.

В финской Лапландии субрецентные спектры подробно изучала S. Hicks (1977, 1994). По ее данным, в березовых лесах пыльца березы составляет 60 %, а пыльца

ТАБЛИЦА 1

Субрецентные спорово-пыльцевые спектры северо-запада Кольского п-ова, %

Номер спектра	Сообщество	Пыльца кустарничков и трав							Пыльца кустарничков и трав*					Споры*					Общий состав*		
		Picea	*Pinus*	*Betula pubescens*	*Betula czerepanovii*	*Betula nana*	*Salix*	*Alnus*	*Cyperaceae*	*Poaceae*	*Ericales*	*Rubus chamaemorus*	Varia	*Bryales*	*Sphagnum*	*Polypodiaceae*	*Lycopodiaceae*	*Equisetum*	Деревья	Травы	Споры
	Северная тайга																				
	Лес																				
1	Сосняк кустарничково-лишайниковый	1	83	13	+	1	1	1	21	7	68	–	4	60	9	7	22	2	86	9	5
	Болото																				
2	Сосново-кустарничково-сфагновое	+	76	8	2	12	1	1	14	3	50	24	9	8	85	3	–	4	67	23	10
3	То же	1	86	8	+	3	1	1	30	–	16	44	10	98	2	–	–	–	74	5	21
4	Сосново-ивово-сфагновое	2	84	6	1	6	1	+	3	5	87	3	2	25	65	–	–	10	83	14	3
5	Сосново-травяно-моховое	+	66	11	2	18	3	+	70	1	7	–	22	77	12	–	–	11	57	40	3
6	Кустарничково-сфагновое	–	85	6	1	8	+	+	11	8	48	–	33	33	66	–	–	1	73	9	18
7	Осоково-сфагновое	1	92	5	1	1	–	+	58	28	9	–	5	3	89	+	–	8	73	5	22
	Лесотундра																				
8	Болото кустарничково-осоково-сфагновое	2	32	47	5	9	3	2	28	23	40	1	8	27	60	3	10	–	77	19	4
	Тундра																				
9	Болото бугристо-топяное	2	48	15	4	24	6	–	24	33	32	–	11	87	2	+	+	11	25	8	67
	Тунтури																				
10	Кустарничково-лишайниковая	1	54	31	4	10	1	1	29	12	47	–	12	58	16	19	3	4	77	15	8
11	Кустарничково-травяно-лишайниковая	1	54	3	4	35	1	2	15	47	15	–	23	98	+	1	1	–	29	15	56
12	Ивово-лишайниковая	1	38	5	4	24	23	5	21	48	16	–	15	82	1	15	2	–	64	25	11
13	Кустарничково-пушицевая	2	50	18	3	25	1	1	78	1	17	–	4	25	–	50	25	–	52	47	1

Примечание. * — в пределах групп и в общем составе сумма таксонов составляет 100 %. Подчеркнуты зональные и региональные элементы.

недревесных растений (NAP) — 20—30 %; в сосновых лесах пыльцы сосны 70 %, NAP — 10 %; в еловых лесах пыльцы ели 12 %. Привлекаются также и более высокие обобщения о составе пыльцы доминирующих растений из зональных типов растительности, разработанные при нашем непосредственном участии во время международного совещания «CAPE» (Circum Arctic Palaeo-Environments), состоявшегося в апреле 1997 г. в Финляндии. Для северных географических зон типичны следующие соотношения: в травяных тундрах пыльца *Ericales* составляет > 5 %, *Betula* — > 10 %, пыльца недревесных растений (NAP) — > 30 %. В кустарниково-злаковых тундрах: *Betula* — 20 %, *Poaceae* — 40—60 %. В ерниковых тундрах: *Betula* — 20—30 %, NAP — 30 %. В лесотундре: *Betula* — от 30 до 60 %, *Pinus* — < 40 %, NAP — 15 %.

Палеорастительность заповедника Пасвик реконструируется по двум СПД Властинсуо, характеризующих северную полосу северотаежных сосновых лесов и являющихся вполне репрезентативными для территории заповедника. СПД Властинсуо-1 является основной и наиболее полной, в ней выделены 6 фаз развития растительности (рис. 2 и 3).

1. *Betula pubescens — B. nana — Artemisia — Polypodiaceae*. Фаза относится ко времени формирования мелкого озерного песка (480—448 см) и соответствует PB-1 (~ 10 200—10 000 л. н.). По соотношению состава пыльцы и спор она довольно однообразна: пыльцы древесных пород — 30—40 %, трав — около 20, спор — 20—25 %. Особенностью фазы является увеличенное количество *Betula nana*, *B. czerepanovii* и *Artemisia*. Характер спектров этой фазы позволяет утверждать, что господствующей формацией на плакорах были лесотундровые березовые редколесья из *Betula pubescens* и *B. czerepanovii* с малой примесью *Picea* (*obovata* ?), *Pinus sylvestris*, *Juniperus* и *Frangula*. В развитом кустарничковом ярусе преобладали *Betula nana*, *Vaccinium*, *Linnaea borealis*, *Rubus chamaemorus*, *Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium annotinum*. В березняках, занимающих неглубокие депрессии и распадки, в травяном ярусе доминировали виды *Polypodiaceae*, присутствовали *Filipendula ulmaria*, *Angelica*, виды *Scrophulariaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Asteraceae*. Березовые редколесья поднимались по склонам гор, сменяясь на предвершинных склонах и вершинах высоких гряд и тунтури кустарничково(ерниково)-зеленомошными тундрами с присутствием в покрове осок, злаков, *Rumex*, *Lycopodium dubium*, *Diphasiastrum alpinum*, *Huperzia selago*, *Selaginella selaginoides*. Реже встречались *Botrychium*, *Ephedra*, *Dryas*, *Chamaepericlymenum suecicum*. По довольно значительному присутствию в спектрах этого времени пыльцы *Artemisia* и *Chenopodiaceae* можно судить о распространении перигляциальных сообществ.

Уровень праводоема (на месте современного болота Властинсуо) был довольно высоким, глубина воды достигала примерно 10 м. Высокие и крутые берега, сложенные песчаной мореной, не способствовали зарастанию озера. В спектрах отмечены лишь единичные зерна *Alisma*, *Typha angustifolia*, *Menyanthes trifoliata*, *Isoëtes*. Судя по обилию трав мезофитов и мезогидрофитов (*Cyperaceae*, *Poaceae*, *Polypodiaceae*), хорошо увлажненные местообитания были довольно типичны. Все сказанное позволяет сделать заключение о довольно мягком климате, аналогичном современной полосе Кольской лесотундры, что соответствует и представлениям Р. М. Лебедевой (1984).

2. *Betula nana — Ericales — Bryales*. Фаза соответствует времени накопления массивных глин (444—428 см) и датируется PB-2 (10 000—9300 л. н.). Главные ее особенности: минимум пыльцы древесных пород в общем составе, нижний максимум березы и минимум сосны, а также максимум пыльцы ерикоидных кустарничков.

Зональными формациями становятся тундры, сочетавшиеся с островками березового редколесья из *B. pubescens*, *B. czerepanovii*. Доминировали мелкоерниковые (*Betula nana*) тундры с хорошо развитым моховым ярусом. Разнотравье становится беднее, хотя постоянно присутствовали *Oxyria*, *Rumex*, *Filipendula*, виды *Asteraceae*, *Ranunculaceae*. Практически исчезли сосна и ель, уменьшилось количество осок, папоротников и плаунов. Отсюда можно сделать заключение о существенном похолодании и о соответствии климата того времени климату современной полосы кустарничковых тундр Кольского п-ова. Количество осадков, скорее всего, снизилось, о чем свидетельствует распространение сообществ из водных растений (*Batrachium*, *Sagittaria sagittifolia*, *Nuphar*, *Typha angustifolia*), присущих мелководьям, образовавшимся при спаде воды в озере. О неблагоприятных климатических условиях, повлиявших на жизненность и сохранность пыльцы, можно судить по значительному присутствию корродированных и минерализованных зерен сосны и ели. Нарушения пыльцы в этой фазе встречаются значительно чаще, чем в предыдущей. Вполне возможно, что это также является свидетельством более холодного и сухого климата, чем ранее, в PB-1.

3. *Betula pubescens* — *Lycopodiaceae* — *Polypodiaceae*. Фаза относится ко времени отложения сапропеля и сфагнового низинного торфа (428—400 см). Она датируется бореалом (9300—7800 л. н.) и выделяется по преобладанию пыльцы древесных пород в общем составе, а среди отдельных таксонов — *Betula pubescens*, папоротников и плаунов.

В растительном покрове зональным типом становятся березовые леса, близкие по облику к северотаежным. Они, скорее всего, были уже сомкнутыми, в основном с доминированием *Betula pubescens*, иногда с примесью сосны. К концу бореала роль последней в березняках немного увеличивается, и вполне возможно, что на песчаных и валунных слаборазвитых почвах сформировались уже древостои с преобладанием сосны. Бореальные березовые леса были совершенно своеобразными, для них трудно подобрать аналоги в современном растительном покрове. Более всего они, вероятно, соответствовали довольно сомкнутым березнякам из современной южной лесотундры, которые примыкают к северной полосе северной тайги (но этот вопрос требует дальнейшего изучения).

Во влажных местообитаниях к березе примешивалась ольха, а наземный ярус был образован видами *Polypodiaceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*. В более сухих условиях преобладали *Diphasiastrum complanatum* и *Lycopodium annotinum* с примесью *Diphasiastrum tristachium*, *Lycopodium dubium* и *Pyrola*. Присутствие в спектрах флористической свиты из *Equisetum*, *Menyanthes trifoliata*, *Poaceae* (*Phragmites*), *Cyperaceae* может свидетельствовать об интенсивном зарастании озера и формировании прибереговых, очень топких болот.

Климат становится близким к современному в северной полосе северотаежных лесов Кольского п-ова, но количество осадков, скорее всего, снижается. Об этом свидетельствует значительное падение уровня воды в озере, в результате чего создаются условия для жизни бентоса и планктона и, как результат, формирования сапропеля. Последующий, достаточно быстрый спад воды в озере мог быть следствием падения базиса эрозии. В результате обнажился сапропель и развились болотные сообщества (рис. 4). Это согласуется с обобщенными данными Лебедевой (1984), которая отмечает, что болота на Кольском п-ове начали формироваться в начале ВО-периода: от 8860 до 8130 л. н.

4. *Pinus sylvestris* — *Ericales* — *Bryales*. Фаза соответствует слою шейхцериево-сфагнового торфа (400—310 см) и датируется атлантическим временем (климатический оптимум). Главным отличительным признаком фазы является максимальное количество пыльцы древесных пород в спектрах общего состава, небольшое присутствие пыльцы широколиственных пород, *Betula pendula*, *Alnus* и разнотравья (Varia).

На большей части заповедника уже доминировали сосновые леса, близкие к среднетаежным. В «сухих» местообитаниях преобладали кустарничково(бруснично)-зеленомошные типы с *Betula pubescens* в древостое и *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, *Diphasiastrum complanatum* в травяном ярусе. Имели место и заболоченные сосняки; в наземном покрове одних преобладали *Ledum palustre*, *Betula nana*, других — виды *Polypodiaceae*, *Cyperaceae* и *Poaceae* с примесью *Filipendula ulmaria*. Сосновые леса поднимались до вершин гряд и тунтури, на которых сменялись березовым редколесьем из *Betula pubescens* с участием в древостое *Betula czerepanovii* и *Picea*, а в травяно-кустарничковом ярусе — *Empetrum*, *Betula nana*, *Chamaepericlymenum suecicum*. В глубоких депрессиях формируются болота, представленные, в частности на месте Властинсуо, шейхцериево- и осоково-сфагновыми топяными сообществами (рис. 4). В АТ-периоде болота становятся неотъемлемым элементом ландшафтов.

4-я фаза СПД Властинсуо достаточно четко коррелирует с АТ-3 периодом СПД Ловозеро (центр Кольского п-ова), который отграничивается датами 5930 ± 110 и 5270 ± 40 л. н. (Елина и др., 1995). Это дает нам основание опереться на полученные там реконструкции палеоклимата и считать, что оптимальная фаза голоцена на западе характеризовалась повышением температуры в июле на 2.0—2.5°, в январе — на 3 °С. Количество осадков было больше, чем сейчас, на 50—75 мм/год.

5. *Pinus sylvestris* — *Ericales* — *Bryales*. Фаза относится ко времени накопления травяно-сфагнового переходного торфа (310—175 см) и датируется суббореалом, который очень осторожно можно разделить на SB-1 и SB-2. Граница между ними, проходящая на глубине 230 см, фиксируется на уровне резкого уменьшения пыльцы древесных пород в общем составе, минимума пыльцы ели и некоторого увеличения количества пыльцы *Betula czerepanovii*. Сумма пыльцы древесных пород на контакте SB-1/SB-2 снижается до 30 %. Причинами могли быть похолодание климата или пожары. На соотношение групп пыльцы и спор сказалась в пользу последних и активизация спорообразования *Equisetum*, *Sphagnum lindbergii* и *S. balticum*.

Зональная растительность вполне определенно приобретает северотаежный облик с доминированием сосновых и березово-сосновых кустарничково-зеленомошных и кустарничково-долгомошных (сфагновых) лесов с преобладанием в покрове, во-первых, *Vaccinium* и *Empetrum*, во-вторых, *Ledum*. Вдоль рек и ручьев в состав древостоя сосняков входила и ель. Можно также сделать предположение о снижении верхней границы леса в горах и увеличении на их вершинах роли березового редколесья и даже тундровых сообществ (судя по некоторому увеличению пыльцы *Betula czerepanovii*, *B. nana* и *Salix*).

СПД Властинсуо-2 свидетельствует о господстве в наземном ярусе сосняков кустарничков, плаунов и зеленых мхов, а на периферии болот в SB-2 — *Rubus chamaemorus*, *Lycopodium dubium*, *L. annotinum*, *Diphasiastrum complanatum*, в SB-1 — плюс к перечисленным *D. tristachium*. Явлением чисто локального характера следует считать обилие пыльцы осок и четко выраженный пик шейхцерии, которые были доминантами на болоте Властинсуо. Зато максимум спор хвоща в SB-2 — явление несколько более высокого ранга. Он свидетельствует об активизации зарастания озера вследствие, вероятно, его естественного обмеления — увеличения слоя сапропеля в его центре. Это и привело к некоторому подъему уровня воды в озере и на болоте, где были распространены сообщества, соответствующие «очень влажной стадии» (рис. 4, стадия 7).

О похолодании климата свидетельствуют такие признаки, как уменьшение суммы пыльцы древесных растений, исчезновение пыльцы широколиственных пород и *Betula pendula*, несколько повышенное содержание пыльцы *B. nana* и *Salix*. Но четкой границы AT/SB, как и SB/SA, в этих СПД не прослеживается. Поэтому трудно экстраполировать на суббореал запада Кольского п-ова сведения по палеоклимату на СПД Ловозеро, характеризующей центр Кольского п-ова (Елина и др., 1995).

6. *Pinus sylvestris* — *Ericales*. Фаза соответствует времени отложения сфагнового топяного торфа в центре болота (175—0 см) и древесно-кустарничково-сфагнового торфа — на периферии. Она датируется SA-периодом. Прирост слабо разложенного сфагнового торфа в центре болота имеет максимальное для северных широт значение и составляет 0.6 мм/год (средний прирост более глубоких слоев значительно меньше — 0.4 мм/год).

Соотношение общего состава пыльцы и спор, а также конкретных спектров свидетельствует о господстве северотаежных сосновых бруснично-зеленомошных лесов, очень близких к современным. В древостое было довольно много березы, встречался можжевельник; в наземном покрове доминировали *Vaccinium*, *Betula nana*, было довольно много плаунов (в основном *Lycopodium dubium*). Высокие склоны и вершины тунтури занимали березовые редколесья и кустарничковые тундры. Климат был близок к современному: температура в феврале — –11.3°, а в июле — 12.4 °С; количество осадков 500—550 мм/год (Атлас..., 1971).

Таким образом, практически в течение всего голоцена, т. е. с начала бореала, для территории заповедника были характерны леса: в ВО-периоде — березовые, а далее до современности — сосновые. Смена тундровых формаций на таежные произошла в конце пребореала.

Палеорастительность лесотундрово-тундровой полосы северо-запада Кольского п-ова характеризуется по СПД Никель, в которой также выделяются 6 фаз развития растительности (рис. 5).

1. *Salix — Betula nana — Lycopodiaceae*. Фаза формировалась во время отложения березово-травяного торфа (135—125 см) и датируется ВО-2 (9000—8300 л. н.). Фаза выделяется по тундровому характеру спектров в общем составе, очень высокому количеству пыльцы *Salix*, довольно значительному — *Betula nana*, присутствию *B. czerepanovii* и минимуму пыльцы *B. pubescens* и *Pinus sylvestris*.

Анализ спорово-пыльцевых комплексов позволяет заключить, что на равнинах, на грядах и тунтури доминировали тундры — ивовые и ерниковые. Ивовые тундры были приурочены к экотопам с достаточно влажными почвами: об этом свидетельствует состав спектров: преобладание пыльцы *Salix glauca*, постоянное, хотя и небольшое, присутствие *Polypodiaceae*, *Poaceae* (*Phragmites* ?), *Apiaceae*, *Scrorophulariaceae*. Ерниковые тундры с доминированием *Betula nana*, содоминированием *Empetrum*, *Vaccinium*, *Cassiope*, постоянным присутствием гипоарктических и бореальных видов плаунов (чаще *Lycopodium dubium*, *L. annotinum*, *Diphasiastrum complanatum*, *D. tristachium*, реже *L. lagopus* и *L. alpinum*) были присущи более сухим местообитаниям и характеризовались мозаичным напочвенным покровом. В составе тех и других сообществ постоянным был *Chamaepericlymenum suecicum*, реже встречались виды *Rosaceae*, *Rumex*, *Ranunculaceae*, *Asteraceae*. Пыльца *Cyperaceae*, *Scheuchzeria*, *Triglochin* и споры *Equisetum* имеют локальное, болотное и приозерное происхождение.

Судя по растительности, климат был холодным и более сухим, чем в настоящее время. Данные свидетельствуют, что уровень водоема, к которому примыкало болото с распространенными там средневлажными ПС, был ниже современного примерно на 140 см и находился на высоте 183.6 м над ур. м. (рис. 5, стадия 1).

2. *Betula nana — Lycopodiaceae*. Фаза была кратковременной (слой 125—120 см), но отличалась четко выраженными специфическими чертами: еще более низким процентом пыльцы древесных пород (10—15 %), четко обозначенным максимумом *Betula nana*, повышенным количеством *B. pubescens*, постоянным присутствием *Salix* (до 20 %), *Lycopodium* и *Polypodiaceae*. Пыльцы трав несколько меньше, чем в фазе 1, и представлена она в основном видами *Cyperaceae*, а из споровых растений — *Equisetum*. В растительном покрове доминирующая роль переходит к ерниковым тундрам с обедненным составом трав, но довольно обильными плаунами, среди которых встречались те же виды, что и в предыдущей фазе.

Зональным типом растительности были ерниковые тундры, близкие к описанным для фазы 1. Важным является вопрос, где обитали древовидные березы (*Betula pubescens*, *B. czerepanovii*)? Можно допустить, что небольшие массивы редколесья нашли себе убежище в понижениях рельефа, по долинам рек и берегам озер; их заросли были приурочены также и к «сухим» болотам. Так, на болоте Никель во время этой фазы (рис. 6, конец стадии 1) преобладали березовые сообщества с довольно обильными низкоствольными березами (остатки березы в торфе составляют основную его массу) и ивами (определены по пыльце *Salix glauca* и *S.* cf. *arctica*). Западинки микрорельефа были заняты хвощево-осоковыми (*Carex cespitosa*) сообществами с участием вахты. Судя по степени разложения торфа, индексу влажности ПС и УГВ на болоте, уровень водоема еще снизился и находился ниже поверхности болота не менее чем на 1 м. Все приведенные данные позволяют предположить, что климат был очень холодным и достаточно сухим. Вероятно, параметры палеоклимата были даже несколько ниже, чем рассчитанные для второй половины ВО-периода по СПД Ловозеро (Елина и др., 1995). В долине оз. Ловозера в июле температура была ниже современной на 2°, в январе — на 6 °С, а осадков было меньше, чем сейчас, на 50 мм/год.

3. *Pinus sylvestris* — *Herbaceae* (Varia) — *Polypodiaceae*. Фаза является центральной и наиболее ярко выраженной в АТ-периоде. Она соответствует АТ-2 и совпадает со временем отложения древесно-осокового торфа (100—95 см). Наиболее четкий оптимум выражен в АТ-2, и поэтому на нем сосредоточены дальнейшие реконструкции. Отметим лишь, что растительность АТ-1 была близка к северотаежной, АТ-2 — к среднетаежной (ее северному варианту), а в АТ-3 — к северотаежно-лесотундровой. Фаза 3 выделяется по возросшему количеству пыльцы древесных пород (среди которых преобладали *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*), уменьшению количества пыльцы *Betula nana* и *Salix*. Отмечен абсолютный максимум пыльцы разнотравья и довольно весомое число спор *Polypodiaceae*, *Lycopodiaceae* и *Selaginella selaginoides*. Иначе говоря, фаза совершенно отчетливо свидетельствует о климатическом оптимуме этого пространственно-временного среза.

Итак, большая часть территории была занята сомкнутыми сосновыми кустарничково-зеленомошными и сосново-березовыми травяными среднетаежными лесами, которые лишь на самых высоких уровнях рельефа сменялись березовым редколесьем, сочетавшимся с отдельными участками тундровых сообществ. Береза доминировала и на многих болотах. Как видно, обычными были экотопы с широким диапазоном природных показателей.

В наземном ярусе сосновых лесов наряду с *Vaccinium* встречались виды *Rosaceae*, *Poaceae*, *Polypodiaceae*, *Diphasiastrum complanatum*, *Lycopodium annotinum*. В более влажных лесах и на их опушках были обильны травы: виды *Apiaceae* (*Angelica*), *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Bistorta major*. В болотных березняках встречались *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *A. kolaënsis*, *Salix glauca*, *S. hastata*, *Parnassia*, *Galium*, виды *Fabaceae* и растения, отмеченные выше для влажных лесов. Характерным видом становится *Selaginella selaginoides*, поселяющаяся на низких повышениях микрорельефа болот. В горных редколесьях из *Betula pubescens* и *B. czerepanovii* были обильны *Betula nana*, *Empetrum*, *Cassiope*, виды *Primulaceae*, *Saxifraga*, *Asteraceae*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Dryas*, *Rumex acetosella*, *Lycopodium dubium*, *Diphasiastrum tristachium*. Здесь же, в распадках, где выклинивались минерализованные воды, скорее всего, обитала также и *Selaginella selaginoides*.

Описанные ПС середины АТ-периода существовали достаточно долго, несколько больше 1000 лет, и представляли вполне устойчивую климаксную серию. Подпериоды АТ-1 и АТ-3 были более скоротечными, что определялось постоянно меняющимся климатом.

По климатическим характеристикам фаза 3 (АТ-2) наиболее оптимальна, и с большой долей вероятности она синхронизируется с периодом АТ-3 в СПД Ловозеро. Параметры палеоклимата, полученные по ней, свидетельствуют, что в июле и в январе температуры были выше современных на 2—3 °С, а осадков выпадало в год примерно на 50 мм/год больше, чем сейчас. Похолодание в конце АТ-периода нашло свое отражение в СПД Никель в увеличении количества пыльцы *Betula nana* и *Salix*. Уровень примыкающего к болоту водоема к концу АТ-периода несколько повысился (примерно до 184 м), но был все равно ниже поверхности болота, которое имело хорошо выраженный уклон к озеру. Все это благоприятствовало существованию на болоте лесных березово-травяных ценозов, требующих хорошей проточности (рис. 6, стадия 2).

4. *Pinus sylvestris — Betula pubescens — Selaginella selaginoides*. Фаза относится к слою торфа от 95 до 68 см и датируется первой половиной суббореала — 4800—3600 л. н. (рис. 6, стадия 3). Фаза соответствует существенному уменьшению роли пыльцы древесных пород в общем составе, появлению ели, снижению значимости пыльцы ерикоидных кустарничков и разнотравья и абсолютному максимуму спор *Selaginella*. Исходя из общего состава пыльцы и спор, можно сделать заключение о господстве лесотундровой растительности, но с элементами северотаежных лесов. Аналогом может быть современная растительность в полосе, примыкающей с севера к Ловозерской равнине, где сочетаются сосновые северотаежные леса с лесотундровым березовым редколесьем. Средние июльские температуры составляют там сейчас 14 °С, январские — –12°, а среднегодовые — –2°; сумма осадков 400 мм/год (Атлас..., 1971).

Итак, в SB-1 на равнинах и низких грядах были распространены редкостойные сосновые (с елью) и березово-сосновые леса с кустарничково-зеленомошным (лишайниковым ?) покровом. На вершинах гряд и тунтури они сменялись березовым редколесьем с мозаичным покровом из трав, зеленых мхов и лишайников. Обилие пыльцы осок может быть истолковано однозначно: они доминировали не только в болотных сообществах, но и образовывали заросли вблизи озера.

В чем причина такого огромного количества (до 70 %) спор *Selaginella selaginoides*? Ни в одной из известных СПД, полученных в пределах от северной тайги до тундры такого нет. Довольно много их на северо-западе Карелии, в районе Маанселькя (Елина, 1981), где плаунок в торфяных отложениях составляет в SB в среднем 6 %, а в SA — до 12 %. В отложениях небольшого озера из Паанаярвского национального парка (северо-запад Карелии) количество спор плаунка доходило до 25 %, а начало их кривой приходится на AT-2 (Экман и др., 1995). В многочисленных СПД северной Финляндии, полученных преимущественно из озерных осадков, плаунок отмечен только спорадически (Vasari, 1962; Sorsa, 1965; Hyvärinen, 1976). Отсюда можно сделать вывод, что большое количество плаунка в СПД Никель соответствует болотным экосистемам, питающимся богатыми грунтовыми водами. Но не менее вероятными его местообитаниями были также долины стока среди гряд и в низкогорьях, где выклинивались жесткие воды.

Как видно, природные и климатические условия становятся более суровыми в сравнении с AT-периодом. Понижение летних и зимних температур привело к изреживанию древостоя и обеднению флористического состава сообществ. Результатом увеличения количества осадков был подъем уровня воды в озере (примерно до 184 м), повышение объема выклинивающихся подземных вод на болоте и распространение там сообществ из осок и пушицы с высоким обилием плаунка (рис. 6, стадия 3).

5. *Betula pubescens — Selaginella selaginoides*. Фаза приходится на березово-пушицевый торф (68—38 см) и датируется второй половиной SB-периода (3600—2500 л. н.). Фаза отличается примерно равным количеством пыльцы деревьев и трав в общем составе, а среди первых — преобладанием пыльцы березы. Характерными признаками являются начало сплошной кривой пыльцы морошки и второй абсолютный максимум спор плаунка. Все показатели этой фазы свидетельствуют о господстве типичной лесотундры из *Betula pubescens*, доминирующей как на минеральных почвах, так и на болотах. В древостое зональных сообществ, кроме *B. pubescens*, присутствовали *B. czerepanovii*, *Pinus sylvestris* и небольшая примесь *Picea obovata*, а в мозаичном наземном ярусе — *Betula nana*, *Vaccinium*, *Empetrum*, *Bryales*. По резкому падению кривой пыльцы сосны, некоторому увеличению роли карликовой березы и ив, присутствию в спектрах *Cassiope*, *Oxyria*, *Rumex*, *Saxifraga*, *Primulaceae*, *Polygonaceae*, *Dryas* и *Chamaepericlymenum suecicum* можно сделать вывод о повышении значимости тундровых сообществ и снижении границы леса в горах.

На болотах, ставших типичным элементом ландшафтов, начинает формироваться микрорельеф, на повышениях которого доминировали *Betula czerepanovii*, *B. nana*, виды *Ericales*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum* (рис. 6, стадия 4). Видимо, к середине этой фазы относится появление вечной мерзлоты, периодически все же отступавшей. Это подтверждается и снижением суммы пыльцы древесных пород, как следствия похолодания климата и уменьшения количества осадков. В пользу этого говорит резкая смена ботанического состава торфа, очень низкий индекс влажности ПС и самая высокая степень разложения торфа.

Изучение динамики вечной мерзлоты в буграх севера Западной Сибири (Новиков, Усова, 1983; Малясова и др., 1991) показало, что появление ее относится к контакту AT/SB, а окончательное становление — к SB. На Кольском п-ове вечная мерзлота на бугристых болотах сформировалась примерно 2000—2500 л. н. (Пьявченко, 1955). По нашим данным, в центре Кольского п-ова, на Ловозерской равнине вечная мерзлота впервые появилась около 4000 л. н., окончательное ее становление датируется на севере Кольского п-ова временем 2500— до 2000 л. н.

6. *Betula pubescens — Ericaceae — Bryales*. Фаза относится к слою кустарничково-пушицевого торфа: от 38 см и до поверхности. Она датируется SA-периодом и очень условно делится на SA-1 и SA-2. Основанием такого разделения служит резкое увеличение пыльцы ерикоидных кустарничков и уменьшение разнотравья (на глубине 25 см). Выше этой границы отмечено уменьшение пыльцы *Rubus chamaemorus*. В целом фаза характеризуется почти полным выпадением пыльцы *Pinus* и спор *Selaginella selaginoides*, абсолютным преобладанием пыльцы *Betula pubescens*, *Ericales* и спор *Bryales*, высокой значимостью *Betula nana*, Varia. В приповерхностных слоях виден небольшой пик ели.

Какова же была растительность? На водоразделах и тунтури господствовали кустарничково-зеленомошные (лишайниковые ?) тундры. К долинам рек и депрессиям между грядами и горами прижималось березовое редколесье, где наряду с доминирующими *Betula pubescens* и *B. czerepanovii* присутствовали в примеси *Picea obovata* s. l. (cf. *P. fennica*), *Pinus sylvestris* s. l. (cf. *P. lapponica*), *Juniperus*. В мозаичном напочвенном покрове росли *Betula nana*, виды *Ericales* и *Bryales*. В растительности как болот, так и тундр присутствовали *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Cassiope tetragona*, *Harrimanella hypnoides*, виды *Salix*.

Все это позволяет сделать ряд заключений о резком похолодании климата, повлекшем превалирование тундровых формаций над лесотундровыми, о снижении границы леса в горах. Тогда же произошло закрепление вечной мерзлоты на болотах и увеличилась контрастность ПС на буграх и топяных участках, а в последние десятилетия обозначились процессы деградации растительного покрова на буграх. Параметры климата уже с начала SA-периода, скорее всего, соответствовали современным показателям: в январе средняя температура –12 °С, в июле — +12°, среднегодовая сумма осадков 600—700 мм/год (Атлас..., 1971).

Заключение

Сравнительный анализ описанных выше оригинальных СПД показывает их существенное различие по многим признакам (табл. 2). Совмещая их с литературными палеогеографическими материалами по Кольскому п-ову и северу Фенноскандии, можно получить представление о «движении» границы между тайгой и тундрой в течение поздне- и послеледникового времени, а также ряд других палеогеографических выводов.

На территории современной тундры, в Фенноскандии, дегляциация датируется временем 11 000 л. н., а в полосе современного березового редколесья — временем 10 000 л. н. (Никонов, 1964; Hyvärynen, 1975; Лебедева, 1984). Отмечалось, что во время похолодания в DR-3, на крайнем севере этого целостного региона наряду с

ТАБЛИЦА 2

Сравнительный анализ спорово-пыльцевых диаграмм (СПД) запада (Властинсуо) и севера (Никель) Кольского п-ова

Признаки	Запад	Север
Рельеф	Грядовый моренный	Цокольное плато
Высота над уровнем моря, м	95	185
Географическая зона	Северная тайга	Лесотундра
Возраст СПД	PB-1 (~ 10200 лет)	BO-2 (9000 лет)
Амплитуды параметров	Слабые	Сильные
Продолжительность	Весь AT (~ 3000 лет)	AT-2 (~ 1500 лет)
Характер смен	Плавный	Резкий
Типы сукцессий	Континуальные	Дискретные
Границы зон:		
тундра/тайга	PB/BO (~ 9300 л. н.)	BO/AT (~ 7800 л. н.)
тайга/лесотундра	PB/BO (~ 9300 л. н.)	SB/SA (~ 4800 л. н.)
Возраст современной растительности	Сосновых лесов ~ 7800 лет	Лесотундровой ~ 4800 лет; Тундровой ~ 2500 лет

кустарничково-травянистыми тундрами доминировали и приледниковые несомкнутые травяные сообщества из *Artemisia*. В СПД Властинсуо эта фаза выражена довольно отчетливо, но суммируя все признаки, мы датируем ее началом пребореала (PB-1). Отсюда делается осторожный вывод о том, что в PB сохранялись остаточные ледники на вершинных и предвершинных частях гор, которые и были окаймлены перигляциальными сообществами. И все же зональными формациями на западе в PB были уже березовые редколесья, которые распространялись почти до побережья моря. Похолодание второй половины пребореала, считающееся глобальным (Хотинский, 1987; Климанов, 1996), четко отразилось только в СПД Властинсуо-1. Зональными формациями на всей территории северо-запада становятся тундры. Это похолодание, продолжавшееся примерно 700 лет, сменилось бореальным потеплением с максимумами 8900 и 8500 л. н. (Климанов, 1996). Но их следы отмечаем лишь на западе территории, где результатом было распространение зональных сообществ березового лесотундрового редколесья. А север территории в это время полностью занимали тундры, скорее всего, близкие к современному варианту южных тундр Кольского п-ова. Эти заключения не противоречат литературным данным (Лебедева, 1984). Финские ученые считают, что смена тундровых формаций лесотундровыми на севере Фенноскандии произошла в конце бореала (Hyvärinen, 1975; Mäkelä et al., 1994; Seppä, 1996), что близко совпадает с нашими выводами.

Итак, на западе впервые тундры сменились березовыми лесами, близкими по своим параметрам к северотаежным, около 9300 л. н. Нижняя же граница хвойных сосновых лесов приходится примерно на 8000—7800 л. н. И далее, до современности господствовали сосновые северотаежные леса, заменяющиеся среднетаежными только в AT-периоде — от 7800 до 4800 л. н. На севере смены самого высокого, зонального уровня происходили дважды: место тундры около 8000 л. н. заняла березово-сосновая северная и средняя тайга, которую примерно 4800 л. н. уже сменила лесотундра. Следствием глобального похолодания, датируемого временем 2500 л. н., было вытеснение лесотундровых и увеличение роли тундровых формаций.

Как видно, во время климатического оптимума вся изучаемая территория была занята таежными лесами, причем на западе в течение всего AT-периода (7800—4800 л. н.) господствовали среднетаежные сосновые леса, а на севере климатические условия для среднетаежных березово-сосновых лесов были более кратковременными и совпали только с AT-2 периодом (7000—6000 л. н.).

Таким образом, сравнивая 2 стандартные СПД, расположенные на расстоянии всего в 60—70 км (по направлению с юго-запада на северо-восток), можно судить и о динамике палеоклимата. На западе территории после 9300 л. н. климатические характеристики становятся более мягкими, а амплитуды их колебаний — совсем небольшими. Вероятно, от 9000 л. н. и до современности долина р. Паз и прилегающие территории испытывали влияние теплых североатлантических воздушных потоков, что имеет место и на современном этапе. Следствием постоянства климата было преобладание климаксных сообществ с континуальными их изменениями, с сохранением общего характера растительности сосновых лесов.

На севере территории смены, наоборот, были более частыми и резко выраженными, что создало условия для формирования дискретных границ между фазами. По СПД Никель можно судить о том, что параметры спорово-пыльцевых комплексов постоянно менялись, вследствие еще более значительных, резких климатических «катаклизмов». Стадии с климаксной и лабильной растительностью были короткими и почти равными по значимости. Эти заключения созвучны с выводами В. А. Климанова (1996), который считает, что на севере на протяжении всего послеледниковья амплитуды климатических изменений были значительно выше, чем в более южных регионах. Объяснение он находит «в особенностях циркуляции атмосферы и океана, в частности в динамике теплых течений» (Климанов, 1996 : 17—18). Расчеты палеоклиматических параметров по СПД Ловозеро (Елина и др., 1995) показали, что средние температуры января там были выше, а июля — ниже, чем в более южных районах Европы. Это применимо причем в еще более выраженной форме и к территории из района СПД Никель.

Резюмируя вышесказанное, можно сделать вывод о том, что динамика растительности и климата на западе Кольского п-ова повторяет модель развития природы северной Карелии. Это относится, вероятно, только к долине р. Паз, где и сейчас наблюдается своеобразие многих природных характеристик и, в частности, инвазия сосновой тайги в лесотундру. На севере полуострова, в современной полосе контакта тундры с лесотундрой, модель развития имеет свой, оригинальный ход, напоминающий, но не буквально повторяющий таковой на Ловозерской равнине. И все же необходимы дальнейшие палеогеографические исследования тундры и лесотундры полуострова, которые позволят уточнить полученные заключения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-48004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 715 с.

Атлас Мурманской области. М., 1971. 33 с.

Боч М. С. О болотах лесной зоны Кольского полуострова // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1747—1756.

Величко А. А., Андреев А. А., Климанов В. А. Динамика растительности и климата в тундровой и лесной зонах северной Евразии в позднеледниковье и голоцене // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 4—60.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 63 с.

Дзюба О. Ф. Качество пыльцевых зерен и реконструкция палеоэкологических обстановок // Палинология в биостратиграфии, палеоэкологии и палеогеографии. М., 1996. С. 40—41.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 159 с.

Елина Г. А., Лебедева Р. М. Голоценовая динамика ландшафтных зон северо-запада европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 148—152.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 120—124.

Елина Г. А., Арсланов Х. А., Климанов В. А., Усова Л. И. Растительность и климатохронология голоцена Ловозерской равнины Кольского полуострова (по спорово-пыльцевым диаграммам бугристо-топяного болота) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 1—16.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 293 с.

Климанов В. А. Климат северной Евразии в позднеледниковье и голоцене (по палинологическим данным): Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 1996. 46 с.

Костина В. А. Флора заповедника Пасвик. Апатиты, 1995. 51 с.

Лебедева Р. М. Палинологические уровни в голоценовых отложениях Кольского полуострова и их абсолютная хронология // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода севера европейской части СССР. Петрозаводск, 1977. С. 34—39.

Лебедева Р. М. История развития растительности северо-востока Балтийского щита в антропогене // Природа и хозяйство Севера. Мурманск, 1984. Вып. 12. С. 25—29.

Малясова Е. С. Результаты применения метода спорово-пыльцевого анализа для стратиграфического расчленения четвертичных отложений Кольского полуострова, Карелии и Карельского перешейка // Сб. по палеогеографии и стратиграфии четвертичных и третичных отложений. Л., 1960. С. 62—91.

Малясова Е. С., Новиков С. М., Усова Л. И. Динамика торфонакопления и процесс образования бугристых болот Западной Сибири // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1227—1238.

Никонов А. А. Развитие рельефа и палеогеография антропогена на западе Кольского полуострова. М.; Л., 1964. 183 с.

Природа и население пограничной области Инари-Паз. Норвегия, Осло, 1996. 99 с.

Новиков С. М., Усова Л. И. Генезис бугристых болот Западной Сибири // Вопросы гидрогеологии болот. Тр. ГГИ. 1983. Вып. 303. С. 11—16.

Пьявченко Н. И. Бугристые торфяники. М., 1955. 279 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Хотинский Н. А. Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. М., 1987. С. 39—45.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Экман И. М., Шелехова Т. С., Лаврова Н. Б. История озера Мянтюлампи в голоцене // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 54—70.

Atlas of Finland. Folio. Helsinki, 1988. P. 141—143.

Hicks S. Modern pollen rain in Finnish Lapland investigated by analysis of surface moss samples // New. Phytol. 1977. Vol. 78. N 3. P. 715—734.

Hicks S. Present and past pollen records of Lapland forests // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 82. P. 17—35.

Hyvärinen H. Absolute and relative pollen diagrams from northernmost Fennoscandia // Fennia. Helsinki, 1975. Vol. 142. P. 5—23.

Hyvärinen H. Flandrian pollen deposition rates and tree-line history in northern Fennoscandia // Boreas. 1976. Vol. 5. P. 163—175.

Hyvärinen H. Holocene pollen history of the Alta area, an isolated pine forest north of the general pine forest region in Fennoscandia // Ecol. Medit. 1985. T. 11. (Fasc. 1). P. 69—71.

Hyvärinen H., Mäkelä E. Parallel trends of Holocene tree-line changes and lake and mire development in northwestern Finnish Lapland // Paläoklimaforschung — Palaeoclimate Research. 1996. Vol. 20. P. 293—300.

Lebedeva R. M. Main stages of peat formation in the woodland zone of the Kola Peninsula during the Holocene // Palaeohydrology of the temperate zone. 3. Mires and lakes. Tallinn, 1987. P. 38—52.

Mäkelä E., Sarmaja-Korjonen K., Hyvärinen H. Holocene forest history of the Pöyrisjärvi Area north of the coniferous tree line in Western Finnish Lapland: a pollen stratigraphical study // Bull. Geol. Soc. Finland, 1994. Vol. 66. Pt 2. P. 81—94.

Moe D., Vorren K.-D., Alm T. et al. Norway // Palaeoecological events during the last 15000 years. Helsinki, 1996. P. 153—214.

Seppä H. Post-glacial dynamics of vegetation and tree-lines in the far north of Fennoscandia // Geographical society of Finland. Helsinki, 1996. 96 p.

Sorsa P. Pollenanalytische Untersuchungen zur spätquartären Vegetations und Klimaentwicklung im östlichen Nordfinland // Ann. Bot. Fen. 1965. Vol. 2. P. 301—413.

Vasari Y. A study of the vegetational history of the Kuusamo district (North East Finland) during the Late-quaternary period. Helsinki // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1962. Vol. 133. N 1. P. 1—140.

Vasari Y., Glückert G., Hicks S. Finland // Palaeoecological events during the last 15 000 years. Helsinki, 1996. P. 281—352.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 23 III 1998

SUMMARY

Development and dynamics of zonal vegetation in the area between recent northern taiga forests and tundra (with some properties of forest-tundra zone) in the north-west of Kola Peninsula have been studied based on two original standard pollen—spore diagrams. One of them characterizes pine forest at northernmost limit of their geographic distribution, the second diagram shows the tundra—forest-tundra contact area. The distance between investigated territories did not exceed 60—70 km. Such diagram locations enable both to carry out a comparative analysis of palaeovegetation dynamics for different geographic zones and to follow a temporal-spatial shifting of the taiga-tundra border. The data obtained showed that about 9300 years ago in the west of investigated region, tundra vegetation gave place to birch woods. About 7800 years ago they were replaces by pine forests that still exist there in their original form. Two successions have been recorded at the zonal level in the north of the territory. About 8000 years ago tundra vegetation for the first time gave place to forests which in turn were replaced by tundra vegetation about 4800 years ago.

УДК 581.55

© С. С. Холод

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ РЯДЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ. 3. МОДЕЛИРОВАНИЕ ЦЕНОТИЧЕСКИХ ПЕРЕСТРОЕК ПРИ ФЛУКТУАЦИЯХ КЛИМАТА

S. S. KHOLOD. PHYTOCOENOTIC SERIES IN VEGETATION COVER OF WRANGEL ISLAND. 3. MODELLING OF COENOTIC CHANGES UNDER CLIMATIC FLUCTUATIONS

Предложена концептуальная модель ценотических перестроек в фитоценотических рядах, происходящих под влиянием многолетних колебаний нормы снегонакопления. В основе этих перестроек лежит процесс эгрессии — выхода синузии или конгрегации синузий из состава узлового сообщества. В разных фитоценотических рядах, при разных узловых сообществах намечаются общие черты изменений, происходящих в этих рядах при усилении общей заснеженности территории: усиление позиций ивняково-моховых конгрегаций синузий, распадение ярусной структуры узлового сообщества, замещение в конгрегациях их элементов, усиление степени континуальности покрова, усиление структурированности растительного покрова на микроуровне. Универсальной особенностью растительного покрова острова является потенциальная возможность ивняково-моховых конгрегаций синузий освоить в эпохи повышения нормы снегонакопления подавляющее большинство местоположений на разных уровнях неоднородности рельефа.

Ключевые слова: растительный покров, фитоценотический ряд, моделирование, ценотические перестройки, узловое сообщество, флуктуации климата, о-в Врангеля.

Анализ растительного покрова в 3 фитоценотических рядах о-ва Врангеля, выполненный в предыдущих работах (Холод, 2000а, б), позволяет вплотную подойти к моделированию процесса освоения фитоценотических рядов ценоэлементами узлового сообщества в эпохи повышения нормы снегонакопления и установлению общих закономерностей ценотических перестроек в эти эпохи. Такие перестройки происходят на фоне колебания многовековой нормы снегонакопления и по характеру определяющих их причин относятся к категории климатогенных (Александрова, 1964), а по характеру изменений растительного покрова — к топографическим (Разумовский, 1981) сменам. Мы предположили (Холод, 2000а), что основные изменения в рядах при трендах нормы снегонакопления связаны с изменением роли и топографической позиции узлового сообщества. Именно узловое сообщество, характеризующееся наиболее развитой в данном ряду ярусной структурой, наибольшей мощностью мохового покрова и высокой общей степенью сомкнутости растительности, получает максимальное развитие в пределах каждого ряда при увеличении нормы зимней заснеженности всей территории. Вместе с этим процессом расширяются топографические позиции и других звеньев ряда, а в целом изменяется общий характер сложения покрова, в частности степень его структурированности, выраженность границ между звеньями и ряд других.

Мы указали (Холод, 2000а) вероятную продолжительность ритмов заснеженности до 100 лет. Эти ритмы тесно связаны со сменой эпох циркуляции атмосферы (Брязгин, Воскресенский, 1988), а также — через изменение общего количества осадков — с циклами ледовитости арктических морей (Любарский, 1977). Можно предположить, что топографические смены растительности имеют временны́е циклы, сопоставимые с периодами снегонакопления. Узловое сообщество за период около 100 лет совершает «маятниковое» колебание, «растекаясь» по всему пространству фитоценотического ряда, и затем вновь возвращается на исходный энтопий.

При моделировании характера изменения растительного покрова в эпохи повышения нормы снегонакопления особенно для ряда I, мы использовали наши наблюдения за растительностью восточной части острова. Здесь, в горных долинах Восточного плато и на северной приморской равнине, процесс снеготаяния растягивается до середины лета (Скрыльник, 1976; Петровский, 1985), а лето в целом характеризуется более низкими температурами воздуха, чем центральная часть острова. Такие климатические условия способствуют формированию растительности, которую можно рассматривать как аналог той, что формируется на северной приморской равнине в эпохи повышения нормы снегонакопления.

Ниже рассмотрим характер смен растительного покрова при трендах снегонакопления в 3 ранее описанных фитоценотических рядах.

Фитоценотический ряд I. Нами (Холод, 2000а) было показано вероятное «продвижение» сообщества Salix reptans – S. polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium вверх по пологим скатам в направлении обширных столообразных вершин водораздельных увалов, занимаемых в настоящее время травянистыми группировками. Ряд наблюдений позволяет нам предположить, что при флуктуациях нормы снегонакопления наибольшей активности в ряду достигает конгрегация синузий Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium (без участия *Salix pulchra*[1]). В частности, в восточной части северной приморской равнины (Тундры Академии) можно наблюдать несколько типов тундр (пятнистые тундры с большим диапазоном покрытия и тундры с сомкнутым покровом) с участием этой конгрегации, занимающих скаты увалов с уклоном 2—3°, и плоские вершины таких увалов. Из растительного покрова здесь почти полностью выпадают травянистые группировки с полынями (вытеснены на небольшие суглинистые бугры на высоких приречных террасах). Ива *S. polaris* принимает значительно меньшее участие в гипсометрически наиболее низком звене (с участием *S. pulchra*), чем в ряду I, описанном в северо-западной части острова. Вызвано это тем, что на востоке острова растянутый период снеготаяния приводит к сильной переувлажненности местоположений, в результате чего наблюдается процесс эгрессии узлового сообщества: конгрегации с участием *S. pulchra* стараются занять более увлажненные энтопии, территориально примыкающие к переувлажненным плоским депрессиям с хорошо развитым ярусом водно-болотных мхов, а конгрегация Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium оттесняется на более дренированные протяженные скаты.

Повышение нормы снегонакопления в ряду I приводит к континуализации покрова в гипсометрически более высоко расположенных звеньях. Связано это с тем, что в звеньях А, Б, В преобладающей является одна и та же конгрегация синузий — Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium, которая получает еще большее развитие при усилении заснеженности территории и тем самым «связывает» воедино несколько звеньев ряда. Различия, остающиеся между звеньями ряда при усилении заснеженности, могут сводиться к колебаниям значения общего проективного покрытия и варьированию флористического состава (выпадение ряда видов разнотравья в гипсометрически нижних звеньях ряда). Именно такая ситуация наблюдается в восточной части северной приморской равнины, где в одном топографическом ряду при господстве в покрове *S. polaris* и мхов *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Sanionia uncinata* переход от гипсометрически более высокого к гипсометрически более низкому звену сопровождается увеличением общего проективного покрытия от 65 до 80 % и выпадением из покрова видов *Chrysosplenium wrightii*, *Potentilla hyparctica*, *Saxifraga nelsoniana*.

В узловом сообществе этого ряда эдификаторная роль наиболее крупного растения — *Salix pulchra* — проявляется в изменении (в частности, в уменьшении) обилия ивы *S. polaris*, которая не может произрастать непосредственно под кроной *S. pulchra* (неблагоприятное воздействие опада) (Холод, 2000а : 52, при появлении в звене Г *S. pulchra* обилие *S. polaris* в нем уменьшается до 10 % по сравнению с 15 % в звене В). Вероятное широкое распространение *S. polaris* по пологим водораздельным увалам северной приморской равнины можно рассматривать, с одной стороны, как следствие ее «выхода» из-под полога *S. pulchra*, а с другой — как следствие перехода большей части поверхностей пологих увалов в разряд мезо- и макрохионных энтопиев. В соответствии с нашими наблюдениями (Холод, 1993) за снежным покровом горно-долинной части юга острова, хионо-экологический ареал сообщества с участием *Salix polaris* (Salix polaris + Oxyria digyna + Artemisia arctica subsp. ehrendorferi) довольно широк: он колеблется в диапазоне мощности снега 80—110 см. Очевидно, именно такой широкий хионо-экологический ареал этой ивы и позволяет ей освоить северную приморскую равнину при вероятном повышении нормы снегонакопления (Холод, 2000а). Однако в группировках макрохионных энтопиев горно-долинной части острова практически отсутствует синузия рыхлоковровых зеленых мхов — Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium. Но именно эта синузия мхов начинает играть существенную роль в сообществах с участием *S. polaris* на северной приморской равнине. В ряду I своего наибольшего развития (понимаемого как наибольшая мощность и степень сомкнутости) эта синузия достигает в узловом сообществе (звено Г) или в экотонных вариантах (в частности, при переходе от звена В к звену Г). Ряд наблюдений, сделанных нами в центральной и восточной частях острова, позволяет сделать вывод, что наибольшего своего развития эта синузия достигает именно в составе конгрегации Salix polaris + Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium. В центральной части острова (истоки р. Правая Гусиная) нами встречены пятнистые тундры, где ива *S. polaris* довольно плотными ковриками устилает моховые валики из *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (с небольшой примесью *Tomentypnum nitens*), имеющими мощность дерновины в центральной части до 15 см. Такие тундры формируются на довольно протяженных (до 500 м) аккумулятивных склонах. В восточной (горной) части острова *Salix polaris* постоянно встречается совместно с синузией рыхлоковровых зеленых мхов и с *S. reptans* на коротких внутригорных аккумулятивных склонах. Для этой же части острова, но для нагорных террас, седловин и плато характерны пятнистые тундры, в основе которых лежит все та же конгрегация синузий. При этом такие пятнистые тундры занимают бóльшую часть нагорной террасы, имеющей ширину 80—150 м. Покрытие *S. polaris* здесь варьирует от 8—10 до 30—35 %, точно также наблюдаются колебания в обилии того или иного вида мхов. Пятнистые тундры, как правило, существуют в условиях повышенной нормы снегонакопления, с замедленным сходом снега.

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по: Юрцев, Петровский, 1994; мхов — по: Afonina, Czernyadjeva, 1995; лишайников — по: Andreev et al., 1996.

Эти факты позволяют сделать вывод, что именно этому варианту тундр, в основе которого лежит конгрегация синузий Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium, принадлежит в эпохи усиления заснеженности решающая роль в освоении северной приморской равнины острова и ряда энтопиев внутренней части острова, сложенных некарбонатными суглинистыми или щебнисто-суглинистыми отложениями: пологоувалистых равнин, аккумулятивных склонов, не имеющих интенсивного подтока, протяженных нагорных террас и плато. В условиях повышения нормы снегонакопления *S. polaris* вытесняет другие виды рода *Salix*. Так, она отчасти замещает *S. phlebophylla* на бортах и в ложбинках щебневатых полигонов на нагорных террасах, а на протяженных аккумулятивных склонах, сложенных делювиальными суглинками, вытесняет *S. reptans*, формирующую в настоящее время конгрегацию совместно с синузией Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium (иногда с участием *Salix polaris*). Наличие общей моховой синузии в этих конгрегациях позволяет предположить высокие возможности *S. polaris* в освоении местоположений, занимаемых в настоящее время другими ивами и характеризующихся условиями ксеро-мезофитности и микро-мезохионности.

Если для части фитоценотического ряда с активной ролью конгрегации синузий Salix polaris – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium для эпох повышения нормы снегонакопления можно предположить дальнейшее размывание границ между звеньями, то несколько по-другому должна выглядеть ситуация на контакте этой конгрегации и конгрегаций с участием *S. pulchra*. Дифференциация местоположений по фактору увлажнения (более дренированные пологие скаты и относительно переувлажненные участки выполаживания близ депрессий) приводит и к возникновению более резких границ между сообществами и пятнистыми тундрами с *S. polaris*, с одной стороны, и сообществами с *S. pulchra* (и *S. reptans*) — с другой. При этом на местоположениях, соответствующих максимуму увлажненности, должны формироваться комплексы болотного типа, одним из элементов которых является конгрегация синузий Salix pulchra – Aulacomnium palustre, с возможным замещением вида *Aulacomnium palustre* на виды рода *Sphagnum*. Такая ситуация в виде небольших фрагментов наблюдается в настоящее время в краевых (более повышенных) частях переобводненных западин на северной приморской равнине. Границы между разностями растительности в пределах таких западин характеризуются размытостью и часто носят характер довольно широкой экотонной полосы. Причина этого — преобладание довольно устойчивого комплекса видов мхов, распространенных по всей площади западин (*Limprichtia revolvens*, *Warnstorfia sarmentosa*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum squarrosum*, *S. contortum*).

Фитоценотический ряд II. В этом ряду повышение нормы снегонакопления отражается в первую очередь на структуре самого́ узлового сообщества. Если последнее представлено в настоящее время фрагментами в составе прекомплекса, то тренд снегонакопления приводит к смыканию отдельных ивняково (*Salix pulchra*)-моховых (*Sphagnum fimbriatum*, *Aulacomnium palustre*) подушек и формированию сомкнутого покрова, в основе которого лежит синузия сфагновых мхов. Процесс смыкания покрова препятствует формированию ярусной структуры с участием кустарников в первом ярусе, как того можно было бы ожидать, исходя из вероятного увеличения мощности снежного покрова. Сплошной или почти сплошной сфагновый покров создает неблагоприятную среду для *Salix pulchra*, предпочитающей на о-ве Врангеля участки оголенного грунта. Есть и другое обстоятельство, препятствующее появлению на данном местоположении отчетливо выраженной ярусности: даже небольшое повышение массы снега в условиях холодного арктического лета приводит к резкому сокращению продолжительности вегетационного периода. Этот отрицательный для роста кустарников фактор в арктических тундрах обычно «перевешивает» утепляющий эффект снежной массы.

В рядах типа II происходит распространение узлового сообщества вниз по шлейфу, при этом, как это отмечено выше, верхнюю часть шлейфа занимают цельнопокровные сфагновые тундры, а основную часть шлейфа — узловое сообщество, близкое тому, которое сейчас формируется в приюммовой части (звено А). При этом ослабевают позиции разностей растительности, занимающих в настоящее время мезо- и микрохионные энтопии (звенья В, Г, Д, Е), а динамическое равновесие в синузиях сдвигается в сторону преобладания вида, более приспособленного к режиму постоянного переувлажнения. Так, в синузии Salix pulchra + S. reptans происходит сдвиг равновесия в сторону явного преобладания элемента *S. pulchra*. Вместе с тем происходит усиление позиций синузии рыхлоковровых зеленых мхов, небольшие фрагменты которой в настоящее время «разбросаны» по нижним звеньям и приурочены, в частности, к подкроновому пространству простратной ивы *S. reptans*. В силу того, что эдификаторная сила кустарника *S. pulchra* недостаточно велика, можно предположить, что увеличение площади, занимаемой узловым сообществом, приводит к его эгрессии, одним из проявлений которой является формирование отчетливо выраженной мозаичности покрова. Такую мозаичность в «зародыше» уже можно наблюдать во фрагментах (ивняково-моховых подушках) узлового сообщества (звено А; см. Холод, 2000б). Эта мозаичность выявляется на небольших участках протяженностью от нескольких дециметров до 1—2 м, а ее ячейка многократно повторяется в пределах площади, занимаемой сообществом. Эгрессия узлового сообщества проявляется и на более высоком иерархическом уровне, где элементы неоднородности занимают участки, измеряемые десятками и первыми сотнями метров, и где они «делят» между собой различные части мезоформ рельефа. Повышение нормы снегонакопления проявляется как «расхождение» моховых синузий по разным частям аккумулятивного склона: сфагновые мхи должны обособиться в его верхней части, а мхи синузии Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium — в нижней. При этом *S. pulchra* как элемент синузии Salix pulchra + S. reptans обособляется в нижней части склона-шлейфа, где господствует синузия рыхлоковровых зеленых мхов, а *S. reptans* (экологическая раса, тяготеющая к мезоморфным местообитаниям) выпадает из покрова. Распространение узлового сообщества вниз по склону-шлейфу, так же как и в случае ряда I, происходит за счет резкого сокращения или полного выпадения мезо-ксерофитных и ксерофитных разностей растительности, представленных разнотравными группировками (звено E). Вместе с тем усиление общей заснеженности и соответственно увлажненности поверхности склонов усиливает позиции растительности ложбин стока (тундровые минеральные болота — гидроморфная параллель ряда II). Ива *S. pulchra* в настоящий момент избегает особенно переобводненных участков таких ложбин. Поэтому можно предположить, что в эпохи усиления заснеженности она вытесняется на более сухие «острова» — полосы между ложбинами стока.

В современном растительном покрове острова сообщества, аналогичные узловому сообществу ряда II, регулярно встречаются в верхних частях склонов-шлейфов, в течение всего лета находящихся в зоне избыточного увлажнения. В то же время на этих склонах периодически встречаются самостоятельно (от синузии сфагновых мхов) существующие фрагменты конгрегации синузий Salix pulchra – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium, а также отдельные шпалеры *S. pulchra* (без мхов), выходящие на крупные мелкоземистые пятна. Такая эгрессия узлового сообщества особенно характерна для северной приморской равнины, где эта ива чаще всего встречается вместе со мхами синузии рыхлоковровых зеленых мхов, а сфагны образуют конгрегацию совместно с *S. reptans*.

Эти факты приводят нас к заключению, что в эпохи повышения нормы снегонакопления узловое сообщество ряда II (Salix pulchra – Sphagnum fimbriatum – Aulacomnium palustre + Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium) и его ценоэлементы осваивают бóльшую часть некарбонатных внутригорных аккумулятивных склонов, находящихся в зоне воздействия талых вод снежников, расположенных гипсометрически выше. При этом такое освоение носит характер не сплошного площаднóго распространения, а скорее выборочно-полосчатого, поскольку серьезным конкурентном конгрегации синузий Salix pulchra – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium является синузия водно-болотных мхов (Limprichtia revolvens + Warnstorfia sarmentosa) и сопутствующая ей свита цветковых гигрофитов (*Dupontia fisheri*, *Carex aquatilis* subsp. *stans*, *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*), а также водно-болотная раса вида *Salix reptans*, которые вытесняют конгрегацию Salix pulchra – Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium из влажных ложбин на более сухие полосы и перемычки между ними.

Фитоценотический ряд III. Повышение нормы заснеженности в этом ряду приводит к увеличению высоты кустарника *Salix glauca* до 55—60 см и формированию сомкнутых зарослей, которых сейчас практически нет на острове. Появление таких зарослей серьезно влияет и на структуру нижележащих ярусов. Анализ ряда III показывает, что в таких зарослях (непосредственно под кронами ивы) почти отсутствует синузия рыхлоковровых зеленых мхов, а ее заменяет синузия плотноподушечных мхов. В ряде случаев переход к плотному сомкнутому покрову может привести к возникновению фрагментов мертвопокровных ивняков. Такое разрастание ивняков может происходить только на пологих склонах южных экспозиций. Что же касается склонов западной, северо-западной и восточной экспозиций, то здесь увеличение нормы снегонакопления приводит к удлинению периода снеготаяния, что крайне неблагоприятно для кустарников. Увеличение мощности снежного покрова до 70—80 см (при современной мощности его в ивняках 50—60 см: данные снегосъемки центральной части острова в 1988 г.) вызывает расширение позиций дриадников (*Dryas punctata*), которые в настоящее время занимают нижние краевые (придолинные) части шлейфов (хионо-экологический ареал цельнопокровных дриадников в настоящее время находится в диапазоне 70—90 см). При этом расширение позиций сообществ с *D. punctata* происходит, скорее всего, за счет редукции экотонной зоны (звено Г ряда III), в котором невысокие кусты *Salix glauca* заходят на дриадовые шпалеры, фактически не влияя на ценотическую структуру дриадников. В результате активизации сообществ с *Dryas punctata* возникает резкая граница между этими последними и ивняками нынешнего узлового сообщества ряда (звено В). Одновременно с этим происходит и «продвижение» узлового сообщества вверх по склону-шлейфу. При этом выпадает из покрова крайнее верхнее звено (А), характеризующееся ячеисто-гнездовым расселением ивы, а его место занимает звено Б, для которого характерны крупные прогалины в ивняковых зарослях, занятые моховой дерновиной с *Salix polaris*. Особенно резкое усиление этой конгрегации синузий может происходить на скатах западной, северо-западной и восточной экспозиций, где ивняки могут быть представлены не крупными зарослями, а отдельными куртинами. Такую ситуацию можно проследить в современном растительном покрове: при относительно низкой эдификаторной роли ивы в узловом сообществе ряда III (звено В) намечается распад его на исходные ценоэлементы: синузия S. glauca, конгрегации синузий Salix polaris – Ditrichum flexicaule + Distichium capillaceum и Dryas punctata – Aulacomnium turgidum. При этом повышение нормы снегонакопления вызывает не только выход конгрегации Salix polaris –Ditrichum flexicaule + Distichium capillaceum из-под кроны *S. glauca*, но и существенное увеличение занимаемой ею площади.

Если пространственное распределение синузий и конгрегаций синузий нижних ярусов частично определяется эдификаторной ролью кустарника *S. glauca*, то распространение самих зарослей этой ивы целиком подчиняется абиотическим факторам. Наши наблюдения показывают, что они приурочены к центральной части острова и отсутствуют на южной приморской равнине и на востоке острова. В центральной части острова область распространения кустарников *S. glauca* определяется границей распространения летних туманов. Нам неоднократно приходилось наблюдать, как сплошные туманы, надвигаясь с юга по долине р. Мамонтовой, доходят только до северного подножья наиболее крупного горного массива острова (линия «Центральные горы—Мамонтовые горы»), встречая здесь более прогретую почву. Именно эта линия является южной границей распространения ивняков *S. glauca* (вместе с редкими и низкими пойменными ивняками *S. lanata* subsp. *richardsonii*). Такая же картина наблюдается и в северо-западной части острова, где полоса сплошных туманов, распространяясь от побережья, редеет в нескольких километрах к северу от передовых складок Северных гор (средне- и низкогорья, к северу от которых начинается приморская низменность — Тундра Академии). Именно здесь ивняки *S. glauca* получают возможность выхода в южную часть Тундры Академии. По периферии острова (южная и западная приморские равнины) и в зоне перехода от центральной к восточной части острова (бассейн р. Красный Флаг) *S. glauca* заменена на строго простратную форму *S. glauca* subsp. *callicarpaea*. По нашим данным (Холод, 1993), местоположения этой последней ивы характеризуются крайней малоснежностью: ее хионо-экологический ареал находится в диапазоне 10—15 см. Это позволяет допустить, что ивняковые заросли *S. glauca* формируются при 2 необходимых условиях: достаточной мощности снега и относительно высокой степени летней теплообеспеченности (отсутствие туманов, более высокие летние температуры воздуха). В эпохи повышенной заснеженности территории сочетание таких условий, по-видимому, не достигается. Вызвано это тем, что повышение нормы зимней заснеженности, происходящее, как правило, при усилении циклонической деятельности, сопровождается увеличением количества летних туманов (следствие уменьшения ледовитости морской акватории и увеличения площади открытой воды). Формирующийся при этом морской тип климата при низких летних температурах оказывается неблагоприятным для развития кустарников. Таким образом, мы можем констатировать, что интенсивное расширение площадей, занятых на о-ве Врангеля зарослями *S. glauca*, может произойти только при усилении континентальности климата. А такая ситуация наблюдается скорее в настоящее время, чем в прогнозируемые эпохи повышения общей заснеженности.

Проведенный нами анализ фитоценотических рядов и предложенные на его основе динамические модели позволяют наметить следующие наиболее общие ценотические изменения, происходящие в этих рядах в такие эпохи.

1. *Усиление позиций ивняково-моховых конгрегаций синузий и их элементов — отдельных синузий.* Этот процесс происходит за счет сокращения площади, занятой травянистыми группировками и осуществляется как расширение позиций узлового сообщества или его ценоэлементов. При усилении степени континентальности климата узловое сообщество ослабляет свои позиции и обособляется на одном из энтопиев фитоценотического ряда, что и наблюдается в современную эпоху.

2. *Распадение ярусной структуры узлового сообщества и формирование каждым исходным ценоэлементом (ярусом, конгрегацией синузий или синузией) самостоятельной, территориально отграниченной разности растительности.* Ярусная структура узлового сообщества, если она в настоящее время и выражена, не является в достаточной мере устойчивой. Она является преимущественно вынужденной формой сосуществования ряда жизненных форм растений, которые находят для себя благоприятные условия в довольно узком диапазоне факторов заснеженности и увлажненности, оптимальное соотношение которых наблюдается только на ограниченных участках склонов (крайние нижние или верхние части аккумулятивных склонов, реже — центральные их части). Наиболее крупные растения (прямостоячие и простратные кустарники) не могут полностью сформировать ценосреду и соответственно «подобрать» ценоэлементы, соответствующие такой среде. Это одна из главных причин распадения этих сообществ на исходные ценоэлементы в эпохи повышения нормы снегонакопления.

3. *Возрастание возможности замещения синузий мохово-кустарничкового яруса.* Замещаемость синузий достаточно хорошо выражена и в современном растительном покрове острова, но в эпохи повышения нормы снегонакоплений она усиливается. Это выражается в том, что один вид кустарника (элемент синузии) может образовывать конгрегацию с несколькими моховыми синузиями и, наоборот, одна моховая синузия образует конгрегации с разными кустарниками. Этому во многом должно способствовать «растяжение» градиентов нивальности и увлажненности в топографическом пространстве при усилении заснеженности территории. В таком случае получает возможность варьирования (состав и доля того или иного элемента) синузия рыхлоковровых зеленых мхов, что происходит без жесткого контроля (т. е. создания хорошо выраженного ценогенного поля) кустарников: изменение одной синузии происходит несогласованно с другой. В современном растительном покрове острова мы скорее наблюдаем явление согласованности смены синузий (или их состава) на экологическом градиенте. Определяется это тем, что в настоящее время области экстремального (максимального) значения градиентов нивальности и увлажненности «сжаты» в пространстве и, кроме того, накладываются друг на друга. Это и вызывает к жизни часто встречающиеся (и потому кажущиеся устойчивыми), хотя не обусловленные эдификаторными способностями наиболее крупных растений, такие конгрегации синузий, как Salix pulchra – S. polaris – мхи (или вариант этой конгрегации с заменой элемента *S. pulchra* на *S. reptans*).

4. *Усиление степени континуальности покрова.* Области отчетливо выраженного дискретного покрова в эпохи повышенной заснеженности должны сдвигаться на современные микро- и ахионные и ксероморфные энтопии. Но количество таких энтопиев в эпохи повышенной заснеженности резко сокращается и усиливается роль мезо-макрохионных и гидроморфных энтопиев, которые образуют топографические

ряды с постепенной сменой значений комплексного градиента. Получающая при этом возможность проявления эгрессия узлового сообщества является условием формирования континуума растительности. Вместе с этим усиливается эффект нерезкости границ между звеньями в основном за счет появления широких экотонных полос. Резкие границы при этом остаются только на тех участках, где постепенное нарастание фактора нивальности переходит в высокое значение фактора увлажненности (случаи границы ивняка *S. glauca* с сообществами с *S. pulchra* или дриадника *Dryas punctata* с теми же сообществами).

5. *Уменьшение разнообразия растительности на уровне сообществ.* Это является следствием уменьшения резкости градиентов нивальности и увлажненности и проявления процесса эгрессии. Ряд моховых и кустарниковых синузий в эпохи повышения нормы снегонакопления могут осваивать ряд прилежащих друг к другу местоположений. Особенно это характерно для синузий Tomentypnum nitens + Hylocomium splendens var. obtusifolium, Salix pulchra + S. reptans, Salix polaris и некоторых других. Этот процесс и приводит к уменьшению разнообразия на уровне сообществ. Безусловно, эпоха повышенной заснеженности приводит и к некоторому увеличению разнообразия сообществ, сформировавшихся на основе ивняково-моховых конгрегаций синузий. Но разнообразие этих сообществ лимитируется самими моховыми синузиями, а именно остающимся довольно стабильным их составом (при некотором варьировании обилия того или иного элемента). Стабильность состава моховых синузий в эпохи повышенной заснеженности должна сильно сглаживать те черты растительности острова, которые присущи многообразным травянистым группировкам и которые отчетливо проявляются в современную климатическую эпоху. К таким чертам можно отнести варьирование флористического состава, постоянные включения фрагментов этих группировок в другие, открытость их, т. е. наличие свободных участков, которые может занять любой вид из соседнего энтопия, раздробленность их на неоформленные и неустойчивые разности, которые при малейшем изменении экологического режима распадаются, многообразные краевые уклонения, внезапные (в пространстве) увеличения плотности популяций и др. Эти черты современной растительности острова во многом определяются маломощностью снежного покрова и отсутствием контролирующего влияния со стороны мхов (Чернов, Матвеева, 1979). В эпохи повышения нормы снегонакопления усиливающиеся моховые синузии создают основу достаточно устойчивых микрогруппировок, исключающих значительные варьирования в составе цветковых растений. Достигается это в результате освоения мхами незанятых при современном климате участков оголенного грунта и существенного возрастания толщины моховой дернины.

6. *Усиление структурированности растительного покрова на микроуровне.* Для современного растительного покрова острова не характерны достаточно устойчивые образования типа микрогруппировок или другие внутриценозные морфоэлементы. Часто растительный покров представлен самостоятельно существующими синузиями или популяциями одного вида, образующего чистые заросли (грегациями: Петровский, 1961). Такие ценотически не взаимосвязанные образования встречаются чаще всего среди травянистых группировок, образующих многочисленные типы агрегаций. Ценотически более организованными являются семиагрегации, в которых обычно сосуществуют мхи, лишайники и некоторые цветковые растения. Набор видов в этих образованиях довольно случаен, а если он и проявляет черты постоянства, то только в пределах одной ландшафтной фации. Общая сильная разреженность покрова не способствует воспроизведению в растительном покрове сходных по составу и строению ячеек растительности. При усилении позиций мохового покрова, происходящем в описываемые эпохи, смыкание отдельных фрагментов мхов приводит к тому, что самостоятельно существующие моховые синузии «вплетаются» в общую «ткань» мохового покрова, где влияние конкуренции нивелирует преобладающую роль какого-либо одного (чаще всего случайного) вида. Возникают микрогруппировки с более или менее устойчивым составом мхов и цветковых растений. При благоприятном

соотношении нормы снегонакопления и летнего увлажнения резкие границы между микрогруппировками пропадают и создается эффект постоянного «перетекания» одной разности в другую, что достигается за счет варьирования обилия того или иного вида и диффузного перемешивания популяций разных видов. При расплывчатом характере границ таких микрогруппировок последние тем не менее сохраняют достаточно устойчивое ядро, образующее ячейку растительного покрова, систематически повторяющуюся в пространстве.

Предполагаемые нами изменения растительного покрова в эпохи повышения нормы снегонакопления ограничены территориальными рамками, соответствующими уровню мезорельефа. В этом отношении можно говорить о характерном пространстве климатогенных смен растительного покрова. Только в территориальных рамках фитоценотических рядов в наибольшей степени проявляется динамика растительного покрова, связанная с многолетними колебаниями нормы снегонакопления. Интенсивность и размах возможных ценотических перестроек в фитоценотических рядах в эпохи повышенной заснеженности резко уменьшаются в краевых частях этих зон. Это связано с тем, что на территориальные рамки каждого фитоценотического ряда распространяется влияние только своего узлового сообщества. За пределами такой зоны проявляется влияние уже другого узлового сообщества, поэтому там характер ценотических изменений будет другим.

Характерное пространство климатогенных смен растительного покрова острова измеряется, как правило, первыми сотнями метров (средняя протяженность фитоценотических рядов). В рамках всего острова климатогенная динамика будет проявляться как изменения, происходящие синхронно внутри каждого такого фитоценотического ряда. Принимая во внимание то обстоятельство, что протяженность острова по большой оси превышает 100 км, можно представить, что суммарный эффект климатогенных смен складывается из изменений, происходящих в большом количестве (несколько тысяч) мелких топографических контуров-ареалов, соизмеримых с формами мезорельефа.

Для того чтобы осуществить задачу моделирования возможного хода изменений растительного покрова на других уровнях, например на уровне мега- или макрорельефа (весь остров в целом или отдельные его части) или, наоборот, на уровне нано- и микрорельефа, необходимо найти процессы, которые будут ведущими для характерного пространства, соответствующего этим уровням. Не ставя себе задачу найти в данной работе такие процессы (которые могут иметь уже другую природу, нежели климатические флуктуации), мы тем не менее можем указать существенную особенность растительного покрова острова, которая позволяет наметить общие тенденции изменения растительности, проявляющиеся на всех уровнях неоднородности растительного покрова в эпохи повышения нормы снегонакопления. Такая особенность состоит в том, что во всех тех случаях, когда в ландшафте намечается базис планации (уровень выравнивания), в растительном покрове обнаруживается тенденция к формированию ивняково-моховой конгрегации. Эта тенденция прослеживается на всех уровнях неоднородности рельефа (микро-, мезо- и макрорельефа) на высотах от 0 до 400 м. Базис планации в этом случае не обязательно должен быть представлен горизонтальной плоскостью в рельефе: чаще всего это слабонаклонная поверхность (с уклоном 2—3°) по отношению к более крутонаклонной (с уклоном 5—6°), что особенно характерно для смены энтопиев на уровне мезорельефа. На уровне микрорельефа базисом планации являются регулярно встречающиеся депрессии в виде ложбинок в системе бугорковато-ложбинного рельефа. На уровне макрорельефа базисом планации являются приморские равнины по отношению к внутриостровным горным системам. Отметим здесь, что Б. Н. Городков (1958) именно с этим уровнем неоднородности рельефа связывает многовековую динамику и соответственно становление климакса растительности острова.

Потенциальная возможность формирования ивняково-моховых конгрегаций создается в результате того, что лимитирующими факторами существования растительности на острове является степень защищенности местоположения от коррадирующего влияния зимних метелей, т. е. по существу от нормы накопления снега. Чем снега больше, тем в большей степени проявляется эффект защиты растительности. И в этом отношении любой базис планации предоставляет возможность для снегонакопления большего, чем на соседних энтопиях. Это создает преимущества для формирования ивняково-моховых конгрегаций синузий или самостоятельно существующих их составных частей — моховых или ивняковых синузий.

Ивняково-моховые конгрегации синузий характерны для всего острова, хотя могут иметь совершенно различную выраженность в ландшафте. Роль их в растительном покрове сильно варьирует в разных частях острова, что определяется соотношением ряда абиотических факторов: снежно-ветрового режима, летних осадков, выработанности рельефа и др. И хотя в ряде случаев элементы этих конгрегаций уступают место многочисленным типам травянистых группировок, а также различным фитоценотическим типам с участием дриад, все же в их относительно широком распространении можно видеть следы их былого господства на острове.

Отмеченная нами особенность растительного покрова о-ва Врангеля — присутствие на большинстве базисов планации ивняково-моховых конгрегаций — является своего рода стартовой позицией для гораздо более полного освоения территории острова этими конгрегациями в эпохи повышения нормы снегонакопления. Центрами такого освоения, или зонами повышенной активности, являются узловые сообщества. В эпохи повышенной заснеженности эти сообщества резко усиливают свои позиции за счет травянистых группировок и видоизменяют растительный покров так, как это описано выше. С окончанием очередной эпохи повышенной заснеженности сложившаяся структура растительного покрова полностью не исчезает, хотя часто не соответствует более сухому климату. Элементы такой структуры (в основном отдельные синузии) формируют более сложные ценотические образования — конгрегации синузий или сообщества. Эти образования, переживая эпоху более сухого, континентального климата, служат основой для новой волны освоения территории острова уже в следующую эпоху повышения нормы снегонакопления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 300—447.

Брязгин Н. Н., Воскресенский А. И. Мониторинг атмосферных осадков и продолжительности залегания снежного покрова в Арктике // Мониторинг климата Арктики. Л., 1988. С. 96—105.

Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 5—58.

Любарский А. Н. Колебания ледовитости северных морей и их возможные физические причины // Тр. ГГО. 1977. Вып. 386. С. 111—121.

Петровский В. В. Синузии как формы совместного существования растений // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 11. С. 1615—1626.

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 742—751.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.

Скрыльник Г. П. Климат и рельеф острова Врангеля // Климатическая геоморфология Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 20—43.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Холод С. С. Роль снежного покрова в дифференциации растительности южной части острова Врангеля. Ценотический уровень // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 45—58.

Холод С. С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 1. Подходы к исследованию // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 45—55.

Холод С. С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 2. Ряды в ивняково-моховых тундрах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 49—62.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: checklist and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 II 1998

SUMMARY

A conceptual model of coenotic changes in phytocoenotic series is proposed. The reason for these changes is the egression of sinusium or combination of sinusia. We can predict the main processes (irrespective of departure point in vegetation of different coenotic series) occurring in vegetation cover during climatic periods when the average rate of snow accumulation tends to increase: the expansion of territories which are occupied by willow-moss combinations of sinusia, the disintegration of stratification in principal (or relative-climax) community, the substitution of different elements in combination of sinusia, the lack of coincidence of vegetational and ecotope (landscape) boundaries, the increase of horisontal structurens at one of the hierarchic levels of vegetation cover (micro). The universal feature of vegetation cover in Wrangel island is a potential capacity of willow-moss combination of sinusia for the occupation of most habitats during the climatic period of increasing the snow accumulation.

УДК 633.2 /.3.03 / 212.6 /: 581.5

© К. А. Куркин

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И АНАЛИЗ ПАСТБИЩНЫХ МОДИФИКАЦИЙ ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГОВ ОКСКОЙ ПОЙМЫ

K. A. KURKIN. ECOLOGICAL AND GENETIC CLASSIFICATION AND ANALYSIS OF PASTURE MODIFICATIONS OF STEPPE-MEADOWS IN THE OKA RIVER FLOODPLAIN

Эколого-генетическая классификация пастбищных модификаций сводится к распределению их по соответствующим экологическим типам лугов и выделению в пределах каждого экологического типа пастбищных синтаксонов, соответствующих ступеням пастбищной дигрессии (ПД). Дан анализ полученных таким образом генетических рядов ПД каждого их 6 типов краткопоемно-остепненных лугов. При этом выявлены хозяйственно оптимальные ступени ПД (на основе учета поедаемости компонентов), стадии ПД и пороги устойчивости к выпасу исходного (без выпаса) видового состава фитоценозов и ценотического режима замкнутости (на основе анализа синантропизации растительности по ступеням ПД).

Ключевые слова: классификация, остепненные луга, пойма р. Оки, пастбища.

Классификация пастбищ вообще (и пойменных, в частности) практически не разработана. Однако наметились 2 подхода к ней: флористический и эколого-генетический. При флористическом подходе пастбищные синтаксоны выделяются наряду с сенокосными и вне связи с ними. Более того, часть пастбищных синтаксонов на основе флористических критериев оказывается включенной в классы и союзы с преобладанием синтаксонов рудеральной и сегетальной растительности. Такие классификации пастбищ, на наш взгляд, не имеют ни теоретического, ни практического значения, поскольку они не отражают ни стадию пастбищной дигрессии, ни условия экотопов, ни кормовую ценность травостоев, ни ценотическую структуру фитоценозов. Напротив, эколого-генетический подход к классификации пастбищ позволяет все это отразить в выделяемых синтаксонах.

Сущность эколого-генетической классификации пастбищ сводится к определению положения каждого выделяемого пастбищного синтаксона в генетическом ряду пастбищной дигрессии экологически соответствующих исходных («сенокосных») лугов. При этом прежде всего встает проблема, как определить для каждого описания пастбищ экологически соответствующий ему исходный тип луга? Это проблему нередко решают «просто»: выбирают 2 смежных (рядом расположенных) участка, один из которых используется как сенокос, а другой — как пастбище. Однако близость участков и даже их топологическая однотипность далеко не гарантирует их экологической однотипности. Кроме того, в хозяйствах сенокосы и пастбища приурочены обычно к различным элементам рельефа. В связи с этим эффективность и репрезентативность такого подхода к экологической идентификации пастбищ и сенокосов очень ограничена. Поэтому в качестве критерия экологической однотипности сенокосов и пастбищ часто принимают тип почв. Это весьма эффективный подход. Он позволяет построить генетические ряды пастбищной дигрессии практически для всех лугов изучаемого региона (Титов и др., 1990). Однако выделяемые почвоведами типы почв далеко не полностью соответствуют типам лугов. Поэтому репрезентативность такого метода невысока.

Г. А. Толчаин (1958, 1970) расценивал описания растительности пастбищ по стандартным экологическим шкалам увлажнения («У») и богатства—засоления («Б—З»)

Л. Г. Раменского с соавт. (1956), «привязывая» по этим параметрам их к соответствующим исходным («сенокосным») типам. Однако для пойменных пастбищ такой подход недостаточен, поскольку не учитывает специфичных для пойм факторов (поемность, аллювиальность). Притом фитоиндекс «Б—З» по сути дела отражает не «богатство» почв, а лишь их pH. Основным показателем лугового плодородия в условиях поймы является гранулометрический (механический) профиль почв (Куркин, 1996; Куркин, Комахин, 1997). К сожалению, он экологическими шкалами (таблицами) Л. Г. Раменского не оценивается. Кроме того, на далеко зашедших ступенях пастбищной дигрессии определение фитоиндексов «У» и «Б—З» по деформированным выпасом травостоям становится весьма ненадежным. Притом, как показала Н. С. Казанская (1965), интенсивный выпас, уплотняя суглинистую почву, изменяет фитоиндекс «У»: на остепненных лугах — в сторону уменьшения, а на заболоченных — в сторону увеличения. Поэтому при сборе материалов для эколого-генетической классификации пойменных пастбищ их экопараметры определялись нами не по деформированной выпасом растительности, а непосредственно. С этой целью на пастбищных массивах Окской поймы закладывались нивелировочные профили, привязанные к верхним или нижним границам поймы (Куркин и др., 1986), с тем чтобы по высотным отметкам определить ступени поемности пересекаемых профилями краткопоемных пастбищ. Кроме того, описания растительности сопровождались почвенными прикопками для определения гранулометрического профиля почв и взятия проб почвы для определения pH. Закладка и изучение пастбищных профилей ежегодно (в 1986, 1987, 1988, 1989 гг.) проводилась перед выходом скота на пастбища (15—25 мая), когда травостои уже отросли, но еще не стравлены.

Вторая методическая проблема при разработке эколого-генетической классификации пастбищ сводится к определению ступеней генетического ряда пастбищной дигрессии для каждого экологического типа луга. Обычно выделяют следующие стадии пастбищной дигрессии: I — исходная («сенокосная»), с преобладанием верховых и полуверховых злаков, а также относительно высокорослых двудольных; II — пастбищная, с преобладанием низовых злаков; III — «сбой», с преобладанием однолетников (Раменский и др., 1956; Казанская, 1965; Абрамчук, Горчаковский, 1980; Горчаковский, Абрамчук, 1983, 1993, 1996; Куркин, 1990, и др.). Однако подобное соответствие между структурой фитоценозов и интенсивностью выпаса имеет место далеко не у всех экологических типов лугов. Так, например, на некоторых типах остепненных лугов, как ниже будет показано, даже при полном отсутствии выпаса преобладают низовые, а не верховые злаки, т. е. отсутствует сенокосная стадия. На деятельно аллювиальных лугах, наоборот, отсутствует пастбищная стадия преобладания низовых злаков: уже при умеренном выпасе на месте выпадающих верховых злаков в массе появляются однолетники, характеризующие стадию сбоя. Кроме того, виды трав, принадлежащие к одной и той же биоморфе, не однотипны в своей устойчивости к выпасу. Так, например, среди верховых длиннокорневищных злаков *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub выпадает уже при умеренном выпасе, тогда как *Elytrigia repens* (L.) Nevski весьма устойчив к выпасу. Низовые злаки в своем отношении к выпасу также неоднородны: если *Festuca rubra L. разрастается лишь при умеренном выпасе, а при более интенсивном выпадает, то Poa angustifolia* L. разрастается даже на сбитых пастбищах. Очень велики различия в устойчивости к выпасу среди видов ползучего и розеточного разнотравья. Поэтому при построении генетических рядов пастбищной дигрессии необходимо опираться не на биоморфы, а на видовой состав, поскольку именно он находится в соответствии с интенсивностью выпаса: виды, для которых она благоприятна, разрастаются, а виды, для которых она чрезмерна или, наоборот, недостаточна, отсутствуют или встречаются эпизодически. С учетом этого в основу построения генетических рядов мы кладем не стадии, а ступени пастбищной дигрессии (ПД). Для того чтобы иметь описания пастбищ по всему «спектру» ступеней ПД, нивелировочные профили на пастбищных массивах захватывали участки, прилегающие к летним лагерям скота и находящиеся в связи с этим на последних ступенях ПД. Тем не менее наибольшее количество объектов (описаний) в итоге оказалось на умеренных ступенях ПД (4.1—5.0) и резко снижалось при переходе к ступеням с более интенсивным выпасом. Однако на этих ступенях имеет место прогрессирующая конвергенция (однообразие) фитоценозов. Поэтому данные по ним даже при небольшой повторности можно считать достаточно репрезентативными.

При камеральной обработке: 1) все объекты-описания, исходя из экологических параметров, распределялись по соответствующим экологическим типам; 2) в пределах каждого экологического типа они группировались по ступеням ПД (до 4, 4.1—5.0, 5.1—6.0, 6.1—7.0, 7.1—8.0) на основе расценки по таблицам Раменского с соавт. (1956); 3) по каждой ступени ПД определялись верхние тертили проективного обилия и уровни значимости[1] видов; 4) в итоге по каждому экологическому типу составлялись генетические таблицы, позволяющие анализировать изменения исходных фитоценозов под воздействием нарастающей интенсивности выпаса.

Анализ генетических таблиц был направлен на решение как практических, так и теоретических вопросов. По Т. А. Работнову (1984 : 292), «для каждого типа луга имеется оптимальная интенсивность выпаса... Определение хозяйственно наиболее ценных стадий пастбищной дигрессии имеет огромное значение для рационального использования пастбищ». Для решения этой задачи в генетических таблицах указаны коэффициенты поедаемости каждого вида при стравливании крупным рогатым скотом (по обобщенным литературным данным).

В теоретическом плане анализ генетических таблиц направлен на выделение стадий пастбищной дигрессии и определение порогов устойчивости фитоценозов к выпасу. Для решения первой задачи выделялись: 1) блок затеняющих видов (более высокорослых и относительно широколистных), 2) блок дернообразующих видов, 3) прочие многолетники, 4) малолетники. Сенокосная стадия выделялась при доминировании в исходном фитоценозе (ПД до 4.0) блока затеняющих видов. К пастбищной стадии относили ступени ПД с преобладанием блока дернообразующих видов, а к стадии сбоя — с преобладанием малолетников.

Устойчивость фитоценозов, как нами было показано (Куркин, 1994), характеризуется сохранением ими исходного видового состава и ценотического режима замкнутости. Порог утраты под воздействием выпаса ценотической замкнутости четко индицируется массовым появлением малолетников. Определение порога утраты фитоценозом исходного видового состава оказывается более сложным. Изменения луговых фитоценозов под воздействием выпаса сводятся к их синантропизации: к выпадению аборигенных (автохтонных) видов и разрастанию синантропных (Абрамчук, Горчаковский, 1980; Балашев, 1991; Горчаковский, Абрамчук, 1996). К синантропным относят все те виды, которые увеличивают свое обилие под воздействием антропогенных нагрузок, включая в их число как аборигенные виды, так и виды, внедряющиеся в ценозы по мере их антропогенного нарушения (Горчаковский, Абрамчук, 1983). При анализе процесса пастбищной деградации исходного видового состава фитоценозов целесообразно синантропные виды в широком понимании подразделить на автохтонно-синантропные и собственно синантропные. В итоге при анализе мы различаем: 1) автохтонные виды, обильные в исходных фитоценозах, но изреживающиеся уже при умеренном выпасе; 2) автохтонно-синантропные, входящие в состав исходных фитоценозов и разрастающиеся под воздействием выпаса; 3) собственно синантропные, отсутствующие в исходных фитоценозах, но появляющиеся под воздействием выпаса. Такое подразделение позволяет выявить 2 порога устойчивости исходного видового состава фитоценозов: 1-й индицируется исчезновением из ценоза автохтонных видов, а 2-й — автохтонно-синантропных.

В настоящем сообщении анализируются генетические ряды пастбищной дигрессии остепненных лугов Окской поймы. Согласно нашей классификации (Куркин,

---

[1] Нами (Куркин, Левицкая, 1989) приняты следующие уровни значимости: 1 — постоянство 1—20 %; 2 — сумма процентов постоянства и верхнего тертиля проективного обилия 20—40; 3 — 40—60; 4 — 60—80; 5 — 80—100; 6 — более 100.

Ярошенко, 1992), остепненные луга здесь представлены 3 экологическими группами типов: серебристолапчатково-едкоочитковой (псаммофитно-остепненной), низовозлаково-мелкоразнотравной (собственно остепненной) и луговоовсяницево-луговогераниевой (лемнофитно-остепненной). Ниже дается анализ генетических рядов пастбищной дигрессии каждого экологического типа этих 3 групп.

Серебристолапчатково-едкоочитковая группа типов (псаммофитно-остепненная)

Приурочена к песчаным почвам прирусловой части поймы. Представлена 2 экологическими типами: серебристолапчатково-едкоочитковым с полынью равнинной и типчаком (особо краткопоемным) и серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейниковым (умеренно краткопоемным).

Серебристолапчатково-едкоочитковый тип. Как показывают данные табл. 1, серебристолапчатково-едкоочитковый луг не имеет ясно выраженной хозяйственно оптимальной ступени ПД: 1) на исходной ступени (до 4) в травостое обилен ядовитый

ТАБЛИЦА 1

Генетический ряд пастбищной дигрессии серебристолапчатково-едкоочиткового фитоценоза (экологический тип 7 — особо краткопоемный)

Вид	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)		
		до 4	4.1—5.0	5.1—6.0
Блок затеняющих видов				
Elytrigia repens	0.81	1 (4)	1.5 (4)	4 (4)
Medicago falcata	0.92	2.5 (4)	1.7 (4)	sol (3)
Artemisia absinthium	0.0 (−1)	0 (1)	0 (1)	3.5 (4)
Итого		3.5	3.2	7.5
Блок дернообразующих видов				
Poa angustifolia	0.96	2 (5)	4 (5)	10 (5)
Carex praecox	0.85	2.5 (4)	0.8 (3)	0 (0)
Festuca valesiaca	0.81	1 (3)	7.5 (4)	0 (2)
Итого		5.5	12.3	10.0
Прочие многолетники				
Potentilla argentea	0.40	5 (5)	4 (5)	22.5 (5)
Sedum acre	0.0 (−1.5)	10 (5)	11.7 (5)	0 (0)
Achillea millefolium	0.65	0.5 (4)	1.7 (4)	1.5 (3)
Artemisia campestris	0.20	1 (4)	0 (1)	0 (0)
A. austriaca	0.20	0 (2)	4.3 (3)	17.5 (3)
Trifolium repens	1.0	0 (1)	0 (1)	3.5 (4)
Итого		16.5	17.7	45.0
Малолетники				
Berteroa incana	0.10	1.5 (4)	1.5 (4)	0 (2)
Число объектов-описаний		23	31	5

Примечание. В этой и последующих таблицах: названия растений даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987); в графе «Коэффициент поедаемости» цифры в скобках со знаком минус отражают степень ядовитости (вредности) вида; в графах ступеней пастбищной дигрессии цифры вне скобок — верхний тертиль проективного обилия, (%); в скобках — уровень значимости, баллы.

ТАБЛИЦА 2

Генетический ряд пастбищной дигрессии серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейникового фитоценоза (экологический тип 8 — умеренно краткопоемный)

Вид	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)		
		до 4	4.1—5.0	5.1—6.0
Блок затеняющих видов				
Calamagrostis epigeios	0.30	15 (4)	0 (2)	0
Elytrigia repens	0.81	1 (3)	1 (3)	0
Medicago falcata	0.92	0 (2)	3.5 (4)	0
Итого		16	4.5	0
Блок дернообразующих видов				
Carex praecox	0.85	6 (5)	1.8 (3)	0
Poa angustifolia	0.96	1 (3)	7.3 (5)	20
Итого		7	9.1	20
Прочие многолетники				
Potentilla argentea	0.40	5 (4)	5 (5)	1
Sedum acre	0.0 (−1.5)	4 (4)	2.8 (4)	0
Achillea millefolium	0.65	1.5 (3)	4 (5)	0
Taraxacum officinale	0.65	rr (2)	2 (5)	4
Итого		10.5	13.8	5
Малолетники				
Berteroa incana	0.10	0.1 (3)	0.5 (3)	0
Polygonum aviculare s. l.	0.89	0 (0)	0 (0)	5
Итого		0.1	0.5	5
Число объектов-описаний		14	26	1

для скота *Sedum acre* L. и малообильны хорошо поедаемые виды трав; 2) при умеренном выпасе (ПД 4—5) хотя и разрастаются такие хорошо поедаемые виды трав, как *Poa angustifolia* и *Festuca valesiaca* Gaud., но сохраняет высокое обилие ядовитый *Sedum acre*; 3) при более интенсивном выпасе (ПД 5—6) *S. acre* выпадает, но преобладание получают плохо поедаемые крупным рогатым скотом *Potentilla argentea* L. и *Artemisia austriaca* Jacq. Поскольку эти 2 вида лучше поедаются овцами (коэффициент поедаемости обоих видов 0.65), луга данного типа целесообразно использовать в качестве пастбища для овец.

Блок затеняющих видов редуцирован (3—4 % проективного обилия), блок дернообразующих — маломощен (5—12 %). Доминируют «прочие многолетники» (17—45 %). Малолетники представлены лишь одним видом — двулетником *Berteroa incana* (L.) DC.

Исходный фитоценоз слабо замкнут (участие в нем малолетника *B. incana*). Под воздействием умеренно интенсивного выпаса (ПД 5—6) замкнутость фитоценоза возрастает, о чем свидетельствует исчезновение того же *B. incana*.

Серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейниковый тип. Как показывают данные табл. 2, хозяйственно оптимальной для данного типа луга является ПД 5—6, поскольку на этой ступени преобладание получает отлично поедаемый *Poa angustifolia*, а ядовитый *Sedum acre* и плохо поедаемые виды практически исчезают.

Затеняющий блок имеет максимум на исходной ступени ПД (до 4), а дернообразующий — при ПД 5—6. «Прочие многолетники» более обильны между этими

ТАБЛИЦА 3

Генетический ряд пастбищной дигрессии тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчакового фитоценоза (экологический тип 9 — особо краткопоемный)

Вид	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
Блок затеняющих видов					
Medicago falcata	0.92	1.5 (4)	2.5 (4)	sol	0
Elytrigia repens	0.81	1.3 (3)	4.5 (5)	6	0
Итого		2.8	7	6	0
Блок дернообразующих видов					
Festuca valesiaca	0.81	18.6 (6)	17.3 (5)	0	0
Carex praecox	0.85	2.3 (5)	0.5 (3)	rr	0
Poa angustifolia	0.96	0.5 (3)	3.5 (4)	12.5	0
Festuca rubra	0.75	0.8 (2)	1.3 (3)	1	0
Итого		22.2	22.6	13.5	0
Прочие многолетники					
Galium verum	0.65	4 (5)	sol (4)	0	0
Potentilla argentea	0.40	2.5 (5)	1 (5)	0	0
Astragalus danicus	0.85	1.5 (4)	rr (3)	0	0
Trifolium montanum	0.65	0.8 (4)	0 (2)	rr	0
Fragaria viridis	0.65	1.8 (3)	0 (2)	0	0
Achillea millefolium	0.65	3.5 (4)	4.3 (5)	7.5	0
Plantago media	0.20	0.5 (3)	1 (4)	1.5	0
Taraxacum officinale	0.65	sol (2)	0.5 (5)	1.5	0
Итого		14.6	6.9	10.5	0
Малолетники					
Polygonum aviculare s. l.	0.89	0 (0)	0 (1)	10	55
Descurainia sophia	0.00	0 (0)	0 (1)	40	0
Итого		0	0	50	55
Число объектов-описаний		28	49	1	1

максимумами. Максимум малолетников, видимо, лежит за пределами изученных ступеней (при ПД более 6).

Исходный состав фитоценоза имеет низкий порог устойчивости: его основные доминанты выпадают уже при умеренном выпасе (ПД 4—5).

Низовозлаково-мелкоразнотравная группа типов (собственно остепненная)

Приурочена к двуслойным (суглинисто-песчаным) почвам. Представлена двумя экологическими типами, тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчаковым (особо краткопоемным) и настоящеподмаренниково-низовозлаково-клубничным (умеренно краткопоемным).

Тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчаковый тип. Как показывают данные табл. 3, оптимальным для данного типа является умеренный выпас (ПД 4—5), поскольку при этом наиболее обильны такие хорошо поедаемые виды трав, как *Medicago falcata* L. и *Festuca valesiaca*. Поскольку доминирующий *F. vale-*

siaca особенно хорошо поедается овцами (коэффициент поедаемости 0.92), луга данного типа целесообразно использовать в качестве пастбища для овец.

В исходном фитоценозе блок затеняющих видов крайне редуцирован (менее 3 %), а блок дернообразующих доминирует и сохраняет свое доминирование даже при интенсивном выпасе (ПД 5—6).

Порог устойчивости исходного состава фитоценоза и порог утраты ценотической замкнутости совпадают и приурочены к рубежу ПД 5, при переходе через который выпадают основные компоненты исходного фитоценоза, а на их месте в массе появляется однолетник *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl.

Настоящеподмаренниково-низовозлаково-клубничный тип. Данный тип в Окской пойме широко распространен. Поэтому он представлен наибольшим числом объектов-описаний (200).

Как показывают данные табл. 4, оптимальная интенсивность выпаса неясно выражена и располагается в диапазоне ПД 4—5—6. При умеренном выпасе в травостое кроме *Poa angustifolia* из хорошо поедаемых видов участвуют *Medicago falcata*, *Elytrigia repens*, *Carex praecox* Schreb., *Festuca rubra*. При более интенсивном выпасе (ПД 5—6) их изреживание компенсируется разрастанием *Poa angustifolia* и *Trifolium repens* (местами).

Блок затеняющих видов практически отсутствует (< 3 %). Блок дернообразующих видов в исходном фитоценозе также слабо выражен, но получает преобладание на последующих ступенях дигрессии (ПД 4—5 и 5—6). Доминируют в исходном фитоценозе «прочие многолетники». Малолетники появляются при ПД 5—6 и представлены только *Polygonum aviculare*. При ПД 6—7 они получают полное преобладание и представлены целым «набором» (8 видов). При ПД 7—8 их господство сохраняется, причем вновь доминирует только *P. aviculare*.

Луговоовсяницево-луговогераниевая группа типов (лемнофитно-остепненная)

Приурочена к тяжелосуглинистым аллювиальным почвам. Представлена 2 экологическими типами: свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевым (особо краткопоемным) и луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейным (умеренно краткопоемным).

Свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевый тип. Тип характерен лишь для Дединовского и Рязанского расширений Окской поймы. Поэтому число объектов-описаний, вошедших в генетический ряд, ограниченно (20).

Как показывают данные табл. 5, тип имеет 2 оптимума ПД. Первый приурочен к умеренному выпасу (ПД 4—5), под воздействием которого из исходного фитоценоза выпадают такие плохо поедаемые доминанты, как *Geranium pratense* L., *Bunias orientalis* L., *Thalictrum minus* L., но сохраняются или даже разрастаются такие хорошо поедаемые, как *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis* Huds., *F. rubra*, *Phleum pratense* L., *Medicago falcata*. Второй оптимум приурочен к «полусбою» (ПД 6—7), при котором в травостое доминируют отлично поедаемые *Poa angustifolia* и *Polygonum aviculare*, а местами, кроме того, *Poa annua* L. и *Carum carvi* L. На разделяющей эти оптимумы ступени (ПД 5—6) в травостое доминирует *Descurainia sophia*, семена которого ядовиты для скота.

В исходном фитоценозе мощно развитый блок затеняющих видов конкурентно исключает блоки и дернообразующих видов, и «прочих многолетников». Но уже при умеренном выпасе (ПД 4—5) блок затеняющих видов сильно изреживается, уступая доминирование блоку дернообразующих, который за счет разрастания *Poa angustifolia* наращивает свою мощность на всех последующих ступенях ПД.

Малолетники на первых ступенях ПД отсутствуют, но при переходе через рубеж 5 сразу получают преобладание.

ТАБЛИЦА 4

Генетический ряд пастбищной дигрессии настоящеподмаренниково-низовозлаково-клубничного фитоценоза (экологический тип 10 — умеренно краткопоемный)

Вид	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
		до 4	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0	7.1—8.0
Блок затеняющих видов						
Elytrigia repens	0.81	1.3 (4)	4 (5)	3 (5)	11.8 (4)	0
Medicago falcata	0.92	1.5 (4)	2.3 (4)	0 (1)	0 (0)	0
Artemisia absinthium	0.0 (−1)	0 (0)	0 (1)	0 (0)	0.8 (4)	0
Итого		2.8	6.3	3	12.6	0
Блок дернообразующих видов						
Poa angustifolia	0.96	3 (4)	6.8 (5)	17.5 (6)	7.9 (4)	0.1
Festuca rubra	0.75	3 (4)	7.3 (4)	0 (1)	0 (0)	0
Carex praecox	0.85	2 (4)	1.5 (4)	0 (1)	0 (0)	0
Итого		8	15.6	17.5	7.9	0.1
Прочие многолетники						
Fragaria viridis	0.65	10 (5)	0 (2)	0 (0)	0 (0)	0
Trifolium montanum	0.65	0.5 (3)	0 (2)	0 (0)	0 (0)	0
Galium verum	0.65	3 (5)	sp (4)	0 (0)	0 (0)	0
Astragalus danicus	0.85	1.5 (3)	rr (3)	0 (0)	0 (0)	0
Potentilla argentea	0.40	(3)	0.5 (4)	1.5 (4)	1 (2)	0
Achillea millefolium	0.65	1.5 (3)	6.5 (5)	3.5 (4)	2 (4)	0
Plantago media	0.20	0.5 (3)	2 (4)	rr (2)	0 (0)	0
P. major	0.10	0 (0)	0 (1)	0 (1)	0 (0)	0.8
Taraxacum officinale	0.65	1.5 (3)	5 (5)	2 (5)	2.5 (4)	1.5
Trifolium repens	1.00	0 (1)	1.5 (3)	5 (2)	0 (0)	0
Achillea nobilis	0.40	0 (1)	0 (1)	0 (0)	0 (0)	1.3
Итого		18.5	15.5	12	5.5	3.6
Малолетники						
Polygonum aviculare s. l.	0.89	0 (0)	0 (1)	17.5 (3)	12.5 (6)	53.8
Capsella bursa-pastoris	0.65	0 (0)	0 (1)	rr (2)	8.8 (6)	0
Chenopodium album	0.75	0 (1)	0 (1)	0 (2)	0 (0)	1.7
Lepidium ruderale	0.0 (−1)	0 (0)	0 (0)	0 (2)	7.5 (3)	0
Descurainia sophia	0.00	0 (0)	0 (0)	0 (1)	16.3 (5)	un
Matricaria perforata	0.10	0 (0)	0 (0)	0 (1)	10.5 (4)	0.3
Arctium tomentosum	0.00	0 (0)	0 (0)	0 (1)	0.8 (2)	0
Carduus nutans	0.20 (−1)	0 (1)	0 (1)	0 (0)	3.8 (2)	0
Итого		0	0	17.5	60.2	55.8
Число объектов-описаний		85	102	8	3	2

Лугоовсяницево-узколистномятликово-пырейный тип. Данный тип в отличие от предыдущего широко распространен в Окской пойме и потому относящихся к нему объектов-описаний гораздо больше (144). Анализ данных табл. 6 показывает, что при пастбищном использовании для лугов данного типа оптимален интенсивный выпас (ПД 5—6), поскольку при этом максимально обилие отлично поедаемого *Poa angustifolia* и обилен хорошо поедаемый *Elytrigia repens*, а местами и *Trifolium repens*. При менее интенсивном выпасе (ПД 4—5) обилие *Poa angustifolia* в 3 раза меньше, а при более интенсивном (ПД 6—7) — выпадают *Elytrigia repens* и *Trifolium repens*, снижается и обилие *Poa angustifolia*.

ТАБЛИЦА 5

Генетический ряд пастбищной дигрессии свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевого фитоценоза (экологический тип 11 — особо краткопоемный)

Вид	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
Блок затеняющих видов					
Geranium pratense	0.20	10 (5)	1.5 (3)	0	0 (0)
Festuca pratensis	0.89	6 (5)	2.3 (5)	0	0 (0)
Bunias orientalis	0.40	5 (5)	0.5 (3)	0	0 (0)
Elytrigia repens	0.81	5 (5)	7.5 (6)	6	5 (2)
Dactylis glomerata	0.75	0.5 (4)	un (2)	0	0 (0)
Thalictrum minus	0.50	1.5 (4)	гг (2)	0	0 (0)
Phleum pratense	0.89	0.5 (3)	0.8 (3)	0	un (2)
Medicago falcata	0.92	2.5 (3)	1.8 (5)	sol	0 (0)
Phlomis tuberosa	0.52	1 (3)	0.3 (3)	0	0 (0)
Итого		32	14.7	6	5
Блок дернообразующих видов					
Poa angustifolia	0.96	3 (4)	8.8 (5)	25	33.5 (5)
Festuca rubra	0.75	0 (1)	9.3 (5)	1	0 (0)
Итого		3	18.1	26	33.5
Прочие многолетники					
Achillea millefolium	0.65	cop_1 (5)	4.5 (6)	7.5	0 (0)
Galium verum	0.65	cop_1 (5)	1.3 (4)	0	0 (0)
Taraxacum officinale	0.65	0 (3)	0.8 (5)	1.5	un (2)
Campanula glomerata	0.20	sol (2)	0.8 (2)	0	0 (0)
Plantago media	0.20	0 (1)	1.3 (3)	1.5	0 (0)
P. major	0.10	0 (0)	0 (0)	0	1.3 (4)
Итого		<1	8.7	10.5	1.3
Малолетники					
Polygonum aviculare s. l.	0.89	0 (0)	0 (0)	10	42.5 (6)
Matricaria perforata	0.10	0 (0)	0 (0)	0	1.3 (4)
Poa annua	1.00	0 (0)	0 (0)	0	3.8 (2)
Carum carvi	0.92	0 (1)	0 (1)	0	5 (2)
Arctium tomentosum	0.00	0 (0)	0 (0)	0	1.3 (2)
Descurainia sophia	0.00	0 (0)	0 (0)	40	0 (0)
Итого		0	0	50	53.9
Число объектов-описаний		11	7	1	3

Блок затеняющих видов в исходном фитоценозе имеет умеренную мощность. Блок дернообразующих достигает максимальной мощности при ПД 5—6 и практически исчезает при ПД 7—8. Малолетники (в основном *Polygonum aviculare*) появляются в небольшом обилии при ПД 5—6 и достигают полного преобладания при ПД 7—8.

Сопоставление и обобщение

Оптимальная ступень пастбищной дигрессии (ПД) должна отвечать прежде всего 2 критериям: минимум трав плохо поедаемых и ядовитых (при стравливании), максимум — отлично и хорошо поедаемых. Этим критериям исходные фитоценозы

ТАБЛИЦА 6

Генетический ряд пастбищной дигрессии луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейного фитоценоза (экологический тип 12 — умеренно краткопоемный)

Вид	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
		до 4	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0	7.1—8.0
Блок затеняющих видов						
Elytrigia repens	0.81	6.8 (5)	5 (5)	5.8 (5)	rr (3)	0.1 (2
Festuca pratensis	0.89	3 (4)	1 (3)	0 (1)	0 (0)	0 (0)
Phleum pratense	0.89	1 (4)	1.5 (4)	0.8 (3)	rr (3)	0 (0)
Geranium pratense	0.20	1.3 (4)	0 (2)	0 (2)	0 (0)	0 (0)
Alopecurus pratensis	0.84	1 (3)	sp (3)	0 (2)	0 (0)	0 (0)
Artemisia absinthium	0.00 (−1)	0 (0)	0 (1)	0 (1)	0 (2)	3.5 (2
Итого		13.1	7.5	6.6	<1	3.5
Блок дернообразующих видов						
Poa angustifolia	0.96	6.5 (5)	9.3 (5)	26.3 (6)	22.5 (6)	0.3 (2
Carex praecox	0.85	1.3 (4)	0.2 (3)	un (2)	0 (0)	0 (0)
Festuca rubra	0.75	un (2)	1.5 (3)	sol (3)	0 (0)	0 (0)
Итого		7.8	11.0	26.3	22.5	0.3
Прочие многолетники						
Galium verum	0.65	2 (5)	rr (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Taraxacum officinale	0.65	2 (5)	3.5 (5)	4 (5)	1.5 (5)	0.3 (2
Fragaria viridis	0.65	2 (4)	0 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Achillea millefolium	0.65	2 (4)	4 (5)	6.3 (5)	0 (2)	0 (0)
Trifolium repens	1.00	sol (2)	5 (4)	3.8 (5)	sol (3)	0 (0)
Plantago major	0.10	0 (1)	0 (2)	1 (3)	8.5 (5)	un (2)
Итого		8	12.5	15.1	10	0.5
Малолетники						
Polygonum aviculare s. l.	0.89	0 (0)	0 (1)	1.5 (3)	40 (6)	61.5 (5
Capsella bursa-pastoris	0.65	0 (0)	0 (0)	0 (2)	0.5 (4)	0 (3)
Lepidium ruderale	0.00 (−1)	0 (0)	0 (0)	0 (1)	1.5 (5)	0.3 (3
Matricaria perforata	0.10	0 (0)	0 (1)	0 (1)	rr (3)	1.5 (3
Descurainia sophia	0.00	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (2)	8.3 (3
Arctium tomentosum	0.00	0 (0)	0 (1)	0 (1)	0 (2)	1.5 (2
Итого		0	0	1.5	42	73.1
Число объектов-описаний		36	90	9	5	4

(ПД до 4) ни одного из типов остепненных лугов (за исключением типа 9) н отвечают. Под воздействием выпаса из фитоценозов остепненных лугов ядовитые плохо поедаемые виды трав выпадают, а хорошо поедаемые — разрастаются. Инач говоря, выпас для остепненных лугов является эффективным способом их окультуривания, особенно в сочетании с внесением удобрений и орошением (Куркин Медведева, 1983, и др.). Оптимальная интенсивность выпаса для различных типо остепненных лугов различна. Так, для экологического типа 9 оптимален умеренны выпас (ПД 4—5). Для экологического типа 10 оптимум захватывает не тольк умеренный, но и интенсивный выпас (ПД 4—5—6). Для экологического типа 1 оптимум уже явно приурочен к интенсивному выпасу (ПД 5—6). Наконец, экологический тип 11 имеет 2 оптимума. Первый приурочен к умеренному выпасу (ПД 4—5 а второй — к полусбою (ПД 6—7). Эти типологические различия оптимально

ТАБЛИЦА 7

Мощность блока дернообразующих видов (% проективного обилия) по ступеням ПД остепненных лугов

Экологический тип луга	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
	до 4	4—5	5—6	6—7	7—8
7	5.5	12.3	10.0		
8	7.0	9.1	20.0		
9	22.2	22.6	13.5	0.0	
10	8.0	15.6	17.5	7.9	0.1
11	3.0	18.1	26.0	33.5	
12	7.8	11.0	26.3	22.5	0.3

интенсивности выпаса необходимо учитывать при разработке рекомендаций по данным геоботанического обследования.

Блок затеняющих видов в исходных фитоценозах большинства типов остепненных лугов редуцирован и включает всего 2 вида: *Elytrigia repens* и *Medicago falcata*. Поэтому исходная сенокосная стадия пастбищной дигрессии на этих лугах фактически отсутствует. Исключение составляет экологический тип 11, исходный фитоценоз которого имеет мощный многовидовой затеняющий блок. Большинство видов этого блока автохтонны: под воздействием выпаса изреживаются и исчезают. Исключение составляет *Elytrigia repens*, который под воздействием выпаса не изреживается или даже разрастается. Поэтому его на остепненных лугах следует отнести к автохтонно-синантропным видам. *Medicago falcata* под воздействием умеренного выпаса немного разрастается, но при более интенсивном выпасе (ПД 5—6) исчезает. К затеняющему блоку приходится отнести и типично синантропный вид *Artemisia absinthium*, появляющийся на последних стадиях пастбищной дигрессии.

Блок дернообразующих видов в условиях экологического типа 9 имеет наибольшую мощность при отсутствии выпаса и умеренном выпасе, а по мере нарастания интенсивности выпаса изреживается и исчезает (табл. 7). Иначе говоря, пастбищная стадия здесь сжата и сдвинута в сторону исходного фитоценоза. Напротив, в исходном фитоценозе экологического типа 11 дернообразующий блок конкурентно сведен к минимуму мощно развитым затеняющим блоком, но по мере изреживания последнего (под воздействием нарастающей интенсивности выпаса) мощность дернообразующего блока нарастает, достигая максимума при полусбое (ПД 6—7). Таким образом, пастбищная стадия в условиях данного типа луга растянута и явно сдвинута в сторону максимальной интенсивности выпаса (табл. 7).

Виды, входящие в дернообразующий блок, имеют различную реакцию на выпас. *Carex praecox* является автохтонным видом, а *Festuca rubra* — автохтонно-синантропным. *Festuca valesiaca* занимает положение, переходное между ними (в условиях

ТАБЛИЦА 8

Проективное обилие малолетников (%) по ступеням ПД остепненных лугов

Экологический тип луга	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
	до 4	4—5	5—6	6—7	7—8
7	1.5	1.5	0.0		
8	0.1	0.5	5.0		
9	0.0	0.0	50.0	55.0	
10	0.0	0.0	17.5	60.2	55.8
11	0.0	0.0	50.0	53.9	
12	0.0	0.0	1.5	42.0	73.1

ТАБЛИЦА 9

Проективное обилие автохтонных и автохтонно-синантропных видов по ступеням ПД остепненных лугов, %

Экологический тип луга	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)				
	до 4	4—5	5—6	6—7	7—8
7	$\frac{16.0}{9.5}$	$-\frac{14.7}{18.7}$	$\frac{0.0}{38.0}$		
8	$\frac{25.0}{8.5}$	$-\frac{4.6}{22.8}$	$\frac{0.0}{25.0}$		
9	$\frac{29.0}{10.6}$	$-\frac{17.8}{18.6}$	$\frac{0.0}{30.0}$	$\frac{0.0}{0.0}$	
10	$\frac{17.0}{9.0}$	$-\frac{1.5}{25.1}$	$\frac{0.0}{27.5}$	$\frac{0.0}{15.2}$	$-\frac{0.0}{1.6}$
11	$\frac{25.5}{8.5}$	$-\frac{7.7}{32.4}$	$\frac{0.0}{41.0}$	$\frac{0.0}{38.5}$	
12	$\frac{10.4}{17.3}$	$-\frac{1.2}{28.3}$	$\frac{0.0}{46.2}$	$\frac{0.0}{24.0}$	$-\frac{0.0}{0.8}$

Примечание. Над чертой — автохтонные виды, под чертой — автохтонно-синантропные.

краткопоемно-остепненных лугов). *Poa angustifolia* — типичный автохтонно-синантропный вид, увеличивающий свое проективное обилие вплоть до ПД 6—7.

«Прочие многолетники» по реакции на выпас предельно разнообразны. К автохтонным видам, изреживающимся уже при умеренном выпасе (ПД 4—5), относятся *Artemisia campestris* L., *Galium verum* L., *Astragalus danicus* Retz., *Trifolium montanum* L., *Fragaria viridis* Duch. К автохтонно-синатропным, входящим вместе с автохтонными видами в исходные фитоценозы, но разрастающимся при выпасе, можно отнести *Potentilla argentea*, *Achillea millefolium* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Plantago media* L. К собственно синантропным видам, отсутствующим в исходных фитоценозах, но появляющимся и разрастающимся под воздействием выпаса, следует отнести *Artemisia austriaca*, *Trifolium repens*, *Plantago major* L., *Achillea nobilis* L.

Малолетники — индикаторы ценотической незамкнутости луговых фитоценозов. Как показывают данные табл. 8, исходные фитоценозы псаммофитно-остепненных лугов включают двулетник *Berteroa incana*, что свидетельствует об их неполной ценотической замкнутости. На остепненных лугах остальных экологических типов (9, 10, 11, 12) как исходные фитоценозы (ПД до 4), так и фитоценозы при умеренном выпасе (ПД 4—5) малолетников не содержат, что свидетельствует об их ценотической замкнутости. Малолетники (точнее, озимые однолетники) появляются на этих лугах при ПД 5—6. При этом их обилие имеет значительные типологические различия (табл. 8). При ПД 6—7—8 они полностью господствуют, отражая исчезновение ценотической замкнутости. Таким образом, все однолетники на остепненных лугах являются типичными синантропными видами. Напротив, двулетник *Berteroa incana* на псаммофитно-остепненных лугах следует отнести к автохтонным видам.

Разделение всех видов по степени синантропности позволяет установить 2 порога устойчивости к выпасу исходного состава фитоценозов: первый определяется выпадением автохтонных видов, второй — автохтонно-синантропных.

Как показывают данные табл. 9, первый порог приурочен к рубежу ПД 4 или 5, а второй — в основном к рубежу ПД 7. Последний порог определяется устойчивостью к выпасу *Poa angustifolia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. Формирование и антропогенная деградация растительных сообществ в лесостепном Зауралье // Экология. 1980. № 1. С. 22—34.

Балашев Л. С. Антропогенные изменения лугов Украинского Полесья // Экология. 1991. № 1. С. 3—9.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная деградация пойменных лугов и ее оценка по доле участия синантропных видов // Экология. 1983. № 5. С. 3—10.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Формирование и деградация суходольных лугов под влиянием сенокошения и выпаса // Экология. 1993. № 4. С. 3—12.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная толерантность растений суходольных лугов // Экология. 1996. № 5. С. 335—340.

Казанская Н. С. Экологическая схема изменения луговой растительности под влиянием выпаса в условиях Курской области // Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника им. проф. В. В. Алехина. 1965. Вып. 9. С. 117—128.

Куркин К. А. Принципы и значение экологической систематики стадий пастбищной дигрессии луговых экосистем // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям: Тез. докл. Фрунзе, 1990. С. 29.

Куркин К. А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 3—13.

Куркин К. А. Закон минимума и факторы, лимитирующие продуктивность луговых фитоценозов // Экология. 1996. № 5. С. 341—344.

Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В. Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1023—1034.

Куркин К. А., Комахин П. И. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Оценка укосной продуктивности лугов Окской поймы // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 35—47.

Куркин К. А., Левицкая Г. Е. Опыт экологической классификации пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 373—387.

Куркин К. А., Медведева А. С. Экологические механизмы трансформации фитоценозов краткопоемных лугов под воздействием орошения, удобрения и режимов отчуждения // Экология. 1983. № 6. С. 3—8.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова, М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1984. 320 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Титов Ю. В., Огарь Н. П., Убугунов Л. Л., Убугунова В. И. Методы оценки современного состояния экосистем речных пойм МНР. Улан-Батор, 1990. 42 с.

Толчаин Г. А. Изменения растительности кормовых угодий Брянской области под влиянием выпаса // Изв. Новозыбков. отдела Географ. о-ва СССР. Новозыбков, 1958. Сб. 1. С. 77—86.

Толчаин Г. А. Изменения растительности лугов в бассейне среднего течения Десны под влиянием выпаса, осушения и эрозии // Комплексная проблема Десны. Тула, 1970. С. 106—116.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству ВНИИ кормов
им. В. Р. Вильямса.
Московская обл.

Получено 30 VI 1998

SUMMARY

Ecological and genetic classification of pasture modifications includes: their distribution according to ecological meadow types and determination of pasture syntaxa within each ecological type according to the stages of pasture degradation (PD). The analysis of PD genetic series for each of the six types of shortfloodplain steppe meadows is given. The efficient PD stages (based on the component palatability), and the stability thresholds to grazing of initial (without grazing) specific phytocoenotic composition are revealed.

ТОМ 85 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2000, № 9

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26

© И. В. Макарова, Р. М. Гогорев

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA, R. M. GOGOREV. NEW DATA ON MORPHOLOGY OF FOUR SPECIES OF THE GENUS *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*)

При изучении видового состава рода *Chaetoceros* из Белого, Баренцева, Карского, Лаптевых и Чукотского морей при помощи сканирующего электронного микроскопа были получены новые данные о структуре створок и щетинок у 4 видов из 3 секций *C. ingolfianus*, *C. karianus* (секция *Brevicatenata*). *C. mitra* (секция *Dicladia*), *C. teres* (секция *Cylindrica*). Приведены расширенные диагнозы этих видов. Обсуждаются некоторые вопросы номенклатуры.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Chaetoceros*, морфология, панцирь.

Род *Chaetoceros* Ehr. с типовым видом *C. dichaeta* Ehr. был описан из Южного океана (Ehrenberg, 1844 : 200). Светомикроскопические признаки (такие как тип цепочки, форма и размеры панциря и створки, форма и высота окна, величина загиба створки и пояска, направление, длина и толщина щетинок, число и расположение хлоропластов) традиционно используются для идентификации видов и для внутриродовой систематики *Chaetoceros* — разделения на подроды и секции. В 1950-е гг. для изучения видов рода был впервые применен трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ), позволивший выявить тонкую структуру панциря: наличие мелких перфораций на створке, наличие или отсутствие тонких радиальных ребер, аннулюс, перфорированность и ребристость щетинок, характер расположения и размеры пороидов на щетинках, присутствие двугубого выроста и его местоположение на створке (Okuno, 1951, 1956; Helmcke, Krieger, 1953, 1954; Desikachary, Bahadur, 1954, и др.). К началу 1970-х гг. при помощи ТЭМ было изучено около 20 видов этого рода. Позднее для изучения морфологии видов *Chaetoceros* стал использоваться сканирующий электронный микроскоп (СЭМ), позволивший выявить новые видоспецифичные признаки, такие как форма и размеры двугубого выроста, форма и размеры шипиков на щетинках, а также форма сечения щетинок (Evensen, Hasle, 1975; Fryxell, 1978; Fryxell, Medlin, 1981; Орлова, 1987; Orlova, 1990; Hernández-Becerril, 1991a, b, c, 1992a, b, 1993a, b, 1996; Hernández-Becerril et al., 1993; Makarova, 1996; Hernández-Becerril, Granados, 1998, и др.).

Нами изучена морфология 4 видов из 3 секций подрода *Hyalochaete*: *C. ingolfianus*, *C. karianus* (секция *Brevicatenata*), *C. mitra* (секция *Dicladia*), *C. teres* (секция *Cylindrica*). Литературные данные по морфологии этих видов довольно скудные и относятся главным образом к началу XX века (Cleve, 1896a, b; Gran, 1904, 1905; Peragallo, Peragallo, 1897—1908; Meunier, 1910; Gran, Yendo, 1914; Ikari, 1921, 1928; Hustedt, 1920—1921, 1930; Cupp, 1943; Hendey, 1964; Drebes, 1974). Виды хорошо проиллюстрированы рисунками и микрофотографиями, сделанными в световом микроскопе (СМ), однако диагнозы видов неполные. Полнее описан *C. teres*, в меньшей степени — *C. mitra*. Полное описание структуры створок и щетинок этих видов по данным СЭМ в литературе до сих пор отсутствует. У *C. teres* в СЭМ подробно были изучены покоящиеся споры (Hargraves, 1979), имеются краткое описание по данным СЭМ и несколько иллюстраций вегетативных клеток (Hernández-Becerril, 1996). По морфологии *C. mitra* известны лишь краткие сведения, в том числе полученные в СЭМ (Hasle, Syvertsen, 1990).

Материал и методы

Материалом послужили планктонные пробы, собранные Р. М. Гогоревым в Белом (1992—1996 гг.) и Чукотском (1991 г.) морях, Р. М. Гогоревым и сотрудником Зоологического института РАН (ЗИН) Е. Г. Гончаровой в Баренцевом (1992—1996 гг.) и Карском (1993—1994 гг.) морях, сотрудником ЗИН В. В. Петряшовым в море Лаптевых (1993 и 1994 гг.).

Для изучения в СЭМ марки JSM-35C образцы подготовлены по методике, описанной в работе Р. М. Гогорева, И. В. Макаровой (1999). Микрофотографирование осуществлено Л. А. Карцевой при участии авторов.

Результаты

Ниже приведены описания видов с учетом новых данных по морфологии, полученных при помощи СЭМ. Виды расположены по системе, приведенной в работе А. И. Прошкиной-Лавренко (1955).

1. *Chaetoceros ingolfianus* Ostenfeld in Gran, 1904 : 541, tab. 17, figs 15, 16; Gran, 1902 : 180 (nom. nud.); ibid. 1905 : 90, fig. 115; Meunier, 1910 : 230, pl. 26, figs 2—14; Hustedt, 1930 : 733, fig. 423; Hendey, 1964 : 133, pl. 15, fig. 5; Brunel, 1970 : 127, pl. 31, figs 3, 4.

Клетки 6.5—22.0 мкм шир., 6.8—14.4 мкм выс., образуют прямые цепочки из 2—6 клеток (табл. I, *1*, *3*, *4*). Хлоропласт один, прилегающий к пояску. Окна щелевидные, узкоэллиптические или узколанцетные, 5.3—12.5 мкм шир., 1.3—2.9 мкм выс. (табл. I, *3*—*7*), часто затянуты оболочкой материнской клетки (табл. I, *5*). Щетинки прямые, тонкие (0.65—0.95 мкм в диам. в средней части и 0.4—0.5 мкм у кончика) и длинные (до 99 мкм и более), отходят от углов створки, образуя маленькое отверстие на ее внутренней поверхности (табл. II, *2*), и, скрещиваясь, сразу срастаются (табл. I, *6*, *7*; табл. II, *3*), направлены более или менее перпендикулярно к оси цепочки, под углом 5—20° к апикальной оси или изгибаются к концам цепочки под углом 50—75° (табл. I, *1*, *3*—*5*). Со створки щетинки направлены под углом 25—50° к апикальной оси. Конечные щетинки у основания слегка изогнуты под углом 55—65° к апикальной оси, потом направлены почти параллельно оси цепочки (табл. I, *3*; середина цепочки — 2 молодые цепочки еще не разделились). Щетинки с мелкими шипиками (расстояние между ними 3.1—4.1 мкм в средней части щетинки и 2.5—2.8 мкм у кончика), расположенными по спирали по краю щетинки (табл. I, *8*, *10*, *11*), по одному продольному ряду мелких перфораций, 12—14 пор в 1 мкм (табл. I, *9*). Конец щетинки с маленьким заостренным кончиком (табл. I, *11*). Створки от узко- до широкоэллиптических, плоские или слабо вогнутые, с радиальной структурой ребер (табл. I, *2*; табл. II, *2*). Конечные створки с низким двугубым выростом, 0.9—1.4 мкм шир., 0.3 (0.4) мкм выс., с овальной щелью изнутри (табл. I, *6*; табл. II, *1*). Загиб довольно высокий, на границе створки и загиба выступающий кант, поясок до 1/2 высоты клетки (табл. I, *6*, *7*; табл. II, *1*). Споры, 10.0—21.4 мкм шир., 8—16 мкм выс., с выпуклой первичной створкой и почти плоской вторичной, имеют высокий загиб с крупными, иногда изогнутыми шипами, густо расположенными как на створке, так и на загибе (табл. II, *4*—*7*). Поверхность створки с узкими и частыми ребрами, 8 в 1 мкм, переходящими на загиб (табл. II, *8*).

2. *Chaetoceros karianus* Grunow in Cleve et Grunow, 1880 : 120, tab. 7, fig. 135; Meunier, 1910 : 246, pl. 28, figs 5—12; Hustedt, 1930 : 736, fig. 424; non *C. karianus* Grunow in Прошкина-Лавренко, 1961 : 44, рис. 2—17. Клетки (5)6.7—16.5 мкм шир., 3.5—9.0 мкм выс., образуют прямые цепочки из 2—3 клеток (неразделенные дочерние цепочки до 6 клеток). Хлоропласт один, прилегающий к пояску. Окна от узко- до широкоэллиптических, 4.9—13.0 мкм шир., 1.8—4.7 мкм выс. (табл. III, *1*—*7*).

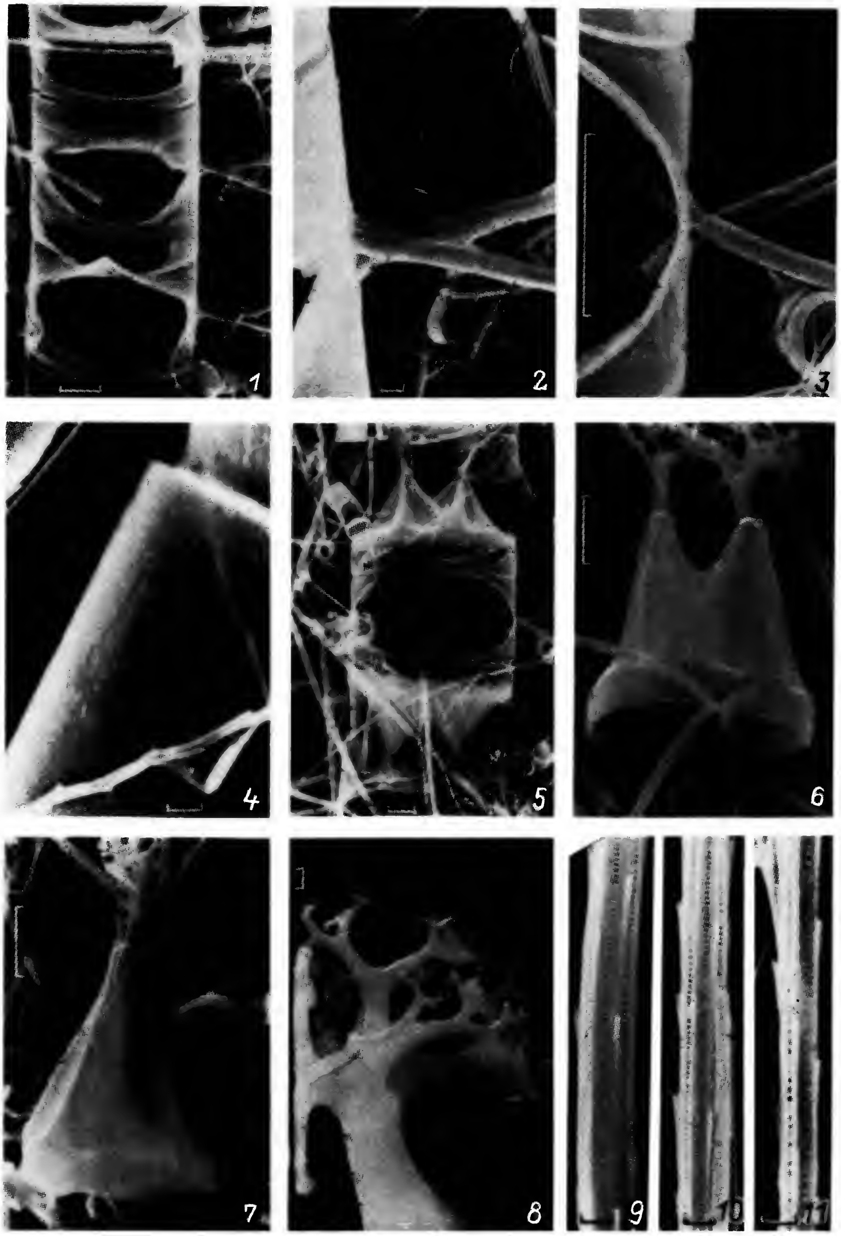
Щетинки тонкие, 0.3—0.7 мкм в диам., и короткие, 14—24 мкм дл., отходят от оттянутых углов створки, которыми клетки крепко соединяются, и сразу срастаются; после деления цепочки щетинки прямые, направлены более или менее перпендикулярно к оси цепочки, в старых стадиях у основания сильно изгибаются, налегая на клетку, а затем резко отгибаясь, отходят в сторону (табл. III, *2—6*). Конечные щетинки у основания направлены в противоположные стороны под углом 55—60° к апикальной оси, потом изгибаются навстречу друг другу и резко расходятся в противоположные стороны. Щетинки с очень маленькими, редко расположенными шипиками, расстояние между ними 3.5—3.8 мкм в средней части щетинки (табл. III, *8*, *9*). Кончик щетинки почти одинакового диаметра, 0.4—0.5 мкм, без структуры, тупо заостренный (табл. III, *9*). Створки эллиптические, слегка вогнутые, на полюсах оттянуты наподобие рогов, которыми клетки соприкасаются друг с другом (табл. III, *2*, *5*), под ними место выхода щетинок (табл. III, *6*, *7*). Загиб низкий, без отчетливой борозды на границе с пояском. Поясок высокий, до 1/3 высоты клетки и более. Двугубый вырост с длинной трубкой, 0.4—0.9 мкм шир. и 1.3—3.2 мкм выс. (табл. III, *2*, *5*, *7*). Покоящиеся споры не обнаружены.

3. *Chaetoceros teres* Cleve, 1896b : 30, fig. 7; Meunier, 1910 : 226, pl. 25, figs 8—11; Ikari, 1921 : 222—227, pl. 5, figs 1—7; Hustedt, 1930 : 681, fig. 386; Cupp, 1943 : 118, fig. 72; Прошкина-Лавренко, 1955 : 139, рис. 56; Hendey, 1964 : 124, pl. 10, fig. 3; Brunel, 1970 : 108, pls 23, 24; Drebes, 1974 : 70, figs 53, 54; Hargraves, 1979 : 101, figs 1—6; Rines, Hargraves, 1988 : 102, fig. 203; Hasle, Syvertsen, 1996 : 206, pl. 42; Hernández-Becerril, Granados, 1998 : 511, figs 29—34; non *C. teres* Cleve in Ricard, 1987, fig. 502.

Клетки 20.6—37.4 мкм шир., 36.3—65.2 мкм выс., образуют прямые короткие цепочки (до 4 клеток). Хлоропласты — многочисленные мелкие пластинки. Окна узкие, щелевидные (табл. IV, *1*). Щетинки прямые, толстые, 0.9—2.2 мкм в диам., очень длинные (120—390 мкм), отходят от слегка приподнятых углов створки, срастаются у основания, направлены почти перпендикулярно к оси цепочки, далее изгибаются к концам цепочки. Конечные щетинки направлены под углом 20—45° к оси цепочки. Со створки одна пара щетинок отходит под углом 30—35° к апикальной плоскости, другая пара сразу от основания изгибается в сторону трансапикальной оси и почти перпендикулярна другой паре щетинок или апикальной оси (угол 80°). Щетинки с редкими мелкими шипиками, широкими у основания, расположенными по спирали (табл. IV, *5—8*), расстояние между ними 5.6—8.7 мкм, на поверхности щетинок мелкие малозаметные перфорации, 10 в 10 мкм, расположенные в вытянутых спиралях, 8—10 рядов пор в 10 мкм. Створки от широкоэллиптических до круглых, плоские (табл. IV, *2*, *3*), с очень нежной радиальной структурой ребер (табл. IV, *4*). Загиб створки низкий, поясок очень высокий, граница между ними незаметная. Споры образуются в середине очень вытянутой клетки (табл. IV, *1*; табл. V, *1*) с сильно выпуклой, до округлой гладкой первичной створкой (табл. V, *1—3*, *8*), по краю загиба кольцо заметных перфораций, 9—10 в 10 мкм. Вторичная створка менее округлая, но довольно выпуклая с мелкими тонкими шипиками на поверхности (табл. V, *4*, *7*), по краю створки кольцо очень длинных (8.0—26.5 мкм), тонких кремнеземных волосков, 12—15 в 10 мкм (табл. V, *1—4*, *6*, *7*).

4. *Chaetoceros mitra* (Bailey) Cleve, 1896a : 8, pl. 2, figs 1, 2; Meunier, 1910 : 223, pl. 25, figs 1—7; Ikari, 1928 : 258, fig. 12; Hustedt, 1930 : 677, fig. 384; Hendey, 1964 : 124, pl. 16, fig. 2; Brunel, 1970 : 102, pls 16, 17; Hasle, Syvertsen, 1990 : 288, figs 5—9, 11; ibid. 1996 : 204, pl. 42. — *Dicladia mitra* Bailey, 1856 : 4, pl. 1, fig. 6. — *D. groenlandica* Cleve, 1873 : 12, pl. 2, fig. 10.

Клетки 27.3—55.6 мкм шир., 8.6—63.2 мкм выс., образуют прямые цепочки, длинные или короткие из 2—4 клеток (см. рисунок, *1*). С пояска клетки прямоугольные со слегка приподнятыми углами, которыми клетки соприкасаются, осуществляя дополнительное соединение клеток в цепочку (см. рисунок, *1—3*, *5*). Хлоропласты



Chaetoceros mitra. СЭМ.

1 — цепочка; *2, 3* — соединение щетинок; *4* — структура пояска; *5* — первичная створка покоящейся споры в материнском панцире; *6* — первичная створка споры с фронтальной стороны; *7* — первичная створка споры сбоку; *8* — ветвление выростов: *9—11* — структура щетинок (*9* — часть щетинки в средней части; *10, 11* — часть щетинки ближе к концу). *1, 2, 4, 11* — Чукотское море: *2, 3, 5—10* — море Лаптевых. Масштабная линейка: *1, 3, 5—7* — 10 мкм; *2, 4, 8—11* — 1 мкм.

многочисленные (7—12), мелкие, пластинчатые. Окна 21.9—23.8 мкм шир., 8.6—14.3 мкм выс., от узколанцетных и слегка суженных к центру до широкоэллиптических, иногда гитарообразные (см. рисунок, *1*, *5*). Щетинки довольно толстые, 2.2 мкм в диам. у основания, 1.3—1.6 мкм в средней части и 1.1—1.2 мкм у кончика, квадратные или 6-угольные в сечении; отходят от углов створки, пересекаются только в точке отхода от края створки, иногда спаиваются на расстоянии до 4 диаметров щетинки (подобно щетинкам *C. decipiens*) (см. рисунок, *1*—*3*), направлены перпендикулярно оси цепочки или под небольшим углом (10—25°) к апикальной оси (см. рисунок, *3*, *5*), со створки расходятся почти под прямым углом друг к другу. Конечные щетинки больше в диаметре, параллельны оси цепочки или сходятся с фронтальной стороны и расходятся с латеральной (боковой) стороны. Щетинки с редкими мелкими шипиками с широким основанием, расстояние между ними 4.8—6.9 мкм в средней части и 2.8—4.0 мкм у кончика, на каждой грани по одному ряду мелких перфораций, 4—6 (чаще 4) в 1 мкм (см. рисунок, *9*—*11*). Створки от ланцентных до эллиптических; поверхность створки плоская или вогнутая. Загиб створки умеренно низкий, обычно менее 1/3 высоты клетки, с заметной бороздой у края створки на границе с пояском, на загибе и пояске структура нежных вертикальных ребер, 5—6 в 1 мкм (см. рисунок, *4*). Покоящиеся споры 27.6—54.6 мкм шир., 29.6—52.4 мкм выс., с сильно различающимися створками. Первичная створка покоящейся споры с 2 крупными коническими выпуклостями (см. рисунок, *5*—*7*), заканчивающимися на вершине выростом, который дихотомически ветвится на многочисленные тонкие отростки (см. рисунок, *8*); вторичная створка гладкая, слегка выпуклая с 2 низкими выпуклостями.

Обсуждение

C. ingolfianus. Считается, что вид описан в 1902 г. (Gran, 1902). Однако в этой работе приводится лишь название вида (nomen nudum) с указанием, что он будет описан позже. Описание и рисунки даны C. H. Ostenfeld в более поздней работе (Gran, 1904). Поэтому датой действительного обнародования этого вида следует считать 1904 г.

Приведенное нами описание вида значительно отличается от описания A. Meunier (1910). Конечные щетинки, и это хорошо заметно на рисунках (Meunier, 1910 : pl. 26, figs 3—7), не имеют отличительного для этого вида изгиба в основании щетинки, и щетинки направлены перпендикулярно оси цепочки. И только на рис. 14 (там же) у конечной клетки данный изгиб присутствует. В СМ мы наблюдали характерный изгиб почти на всех цепочках, иногда изгиб был в основании только одной щетинки. К сожалению, при наблюдениях в СЭМ конечные щетинки часто отсутствовали, как мы полагаем, вследствие их частого излома на этом изгибе. Однако направление конечных щетинок, параллельных оси цепочки, следует считать характерным для этого вида морфологическим признаком. Вероятно, на рисунках Meunier (1910) изображены молодые клетки с не до конца оформленными щетинками, что подтверждается их относительно малой длиной.

Важным таксономическим признаком вида остается морфология покоящихся спор. Их характерной чертой является наличие крупных шипов, имеющихся не только на поверхности створки, что наблюдается и у других видов *Chaetoceros*, но и на загибе створки. При этом ширина споры обычно больше ширины панциря, вследствие чего отмечается утончение и расширение, а затем и прорыв панциря в месте образования и роста споры. Это происходит благодаря росту шипов на загибе створки споры (табл. II, *4*, *5*). В табл. II, *7* изображена первичная створка споры с широкими гранулами на загибе, которые являются, по-видимому, еще неразвившимися шипами. Такие особенности спор отмечены только у данного вида.

Дискуссию, поднятую J. E. B. Rines, P. E. Hargraves (1988), о сходстве и возможном тождестве *C. ingolfianus* и *C. pseudocrinitus* нельзя считать оконченной. Хотя наши наблюдения внесли существенные дополнения в морфологию панциря вегетативных клеток *C. ingolfianus*, однако до настоящего времени отсутствуют данные СЭМ по морфологии *C. pseudocrinitus*. Поэтому мы не можем подтвердить или опровергнуть предположение Rines, Hargraves (1988) о тождестве этих 2 видов, однако склоняемся к тому, что эти виды являются самостоятельными. В пользу их таксономической самостоятельности свидетельствует различие в географическом распространении: *C. ingolfianus* приурочен в основном к арктическим и субарктическим областям, *C. pseudocrinitus* распространен шире, при этом тяготеет к умеренным водам. Поэтому считаем предложение этих авторов свести *C. ingolfianus* в синонимию к *C. pseudocrinitus* преждевременным. Для решения этой проблемы требуется изучение типового материала 2 видов (такого же мнения придерживаются Rines, Hargraves (1988) и D. U. Hernández-Becerril (1996)), а также сравнение электронномикроскопических данных по 2 видам и их изучение в культуре.

C. karianus. Полученные нами данные по длине цепочек, толщине и направлению конечных и промежуточных щетинок отличаются от литературных. N. I. Hendey (1964) отмечает, что конечные щетинки толще, длиннее и изогнуты сильнее, чем промежуточные. Однако, по нашим данным, можно видеть, что те и другие щетинки не различаются ничем, кроме степени изогнутости. F. Hustedt (1930), основываясь на работе Meunier (1910), рассматривает промежуточные щетинки, перпендикулярные оси цепочки, как «молодые», сформированные сразу после деления клетки, а щетинки, изогнутые в основании и часто огибающие клетку, как «старые», полностью сформировавшиеся. Однако наличие двугубых выростов у клеток в середине цепочек показывает, что изогнутые промежуточные щетинки являются на самом деле конечными, и только вследствие достаточно сильного и длительного сцепления дочерних цепочек они оказываются внутри цепочки. При этом щетинки, по-видимому, слабо силифицированы и одновременно достаточно гибкие для того, чтобы в процессе роста или вследствие внешних воздействий менять направление.

Наши наблюдения и анализ литературных данных показывают, что цепочки редко бывают более чем 2—3-клеточными. Так, на рисунках в работе Meunier (1910) из 6 изображенных цепочек, имеющих до 6 клеток, 4 являются делящимися цепочками и состоят из одиночных клеток или 2—3-клеточных цепочек. В нашем материале цепочки состоят большей частью из клеток, имеющих двугубые выросты на обеих створках, т. е. данный вид вел себя как одноклеточный, образующий временные цепочки.

А. И. Прошкина-Лавренко (1961) считала *Chaetoceros karianus* Grun. и *C. septentrionalis* Østr. тождественными видами на основании образования последним временных коротких цепочек (до 8 клеток) в культуре, ориентации «молодых» и «старых» щетинок, сходства изогнутых щетинок *C. karianus* с волнистыми щетинками *C. septentrionalis* и сходства строения створок. Однако R. M. Crawford с соавт. (1994), изучив *C. septentrionalis*, перевели его из рода *Chaetoceros* в род *Attheya* и другое семейство. Наши исследования показывают, что створки и особенно щетинки *C. karianus* имеют тонкую структуру, характерную для видов рода *Chaetoceros*.

C. mitra. В литературе (Hustedt, 1930; Прошкина-Лавренко, 1955) загиб створки характеризуется как высокий, однако, по нашим данным, его высота занимает менее 1/3 высоты клетки, обычно 1/5 и меньше.

Вегетативные цепочки *C. decipiens*, *C. lorenzianus* и *C. mitra*, как отмечают многие авторы, весьма сходны, что приводит к ошибкам в их идентификации. G. R. Hasle, E. E. Syvertsen (1996) отмечают, что *C. mitra* отличается от *C. decipiens* и *C. lorenzianus* направлением конечных щетинок. Кроме этого, щетинки *C. lorenzianus* очень сильно перфорированы, что хорошо заметно даже в СМ, и это является главным отличием данного вида от 2 других. Различия в географическом распространении также поддерживают статус 3 видов как отдельных таксонов. Для *C. decipiens* и *C. mitra* еще A. Meunier (1910) указал 3 морфологических различия: 1) способ перекрещивания (слияния) щетинок, 2) расхождение промежуточных щетинок, 3) форма клетки со створки. Однако, как мы отметили в описании вида, первый и наиболее отличительный признак применим не всегда. Другие признаки менее значимы и перекрываются. Поэтому при отсутствии покоящихся спор для точной идентификации и разграничения этих 2 видов необходимо детальное изучение в СЭМ морфологических особенностей щетинок.

C. teres. Наши данные по структуре покоящихся спор хорошо согласуются с данными P. E. Hargraves (1979), подробно описавшим морфологию спор. Новым в морфологии, по нашим наблюдениям, является то, что поверхность вторичной створки усеяна редким волосовидными шипами, аналогичными по структуре волоскам, расположенным по краю створки. Hargraves (1979) отмечает, что как наружная, так и внутренняя поверхности вторичной створки гладкие, бесструктурные. Возможно, расхождение данных по этому признаку является результатом морфологической изменчивости у спор.

До настоящего времени оставался неясным вопрос о кольце пор по краю створки у покоящихся спор. E. E. Cupp (1943) отмечала кольцо пор на первичной створке, а также тонкие волоски по ее краю. Однако исследования Hargraves (1979) четко показали, что эти волоски и кольцо пор располагаются на вторичной створке, при этом поры непосредственно не связывают полость споры с окружающей средой. При этом на иллюстрациях в работе Hargraves (1979) не показано наличия или отсутствия кольца пор на первичных створках спор. Исследования нашего материала показывают, что кольцо пор и волоски располагаются в основном на вторичных створках спор и очень редко поры (но не волоски!) присутствуют и на первичных створках (табл. V, *1*, *2*), и тогда нельзя исключить вероятности сообщения полости споры с окружающей средой. Наличие пор на обеих створках спор можно рассматривать как морфологическую изменчивость либо как стадию развития самой споры, когда эти поры появляются или исчезают на первичной створке при определенных условиях окружающей среды в процессе жизненного цикла.

Работа выполнена при финансовой поддержке ГНТП «Биоразнообразие» и гранта 1999 г. Администрации Санкт-Петербурга, Минобразования РФ и Российской академии наук для студентов, аспирантов и молодых ученых Санкт-Петербурга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гогорев Р. М., Макарова И. В. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 31—40, 169—172.

Орлова Т. Ю. К морфологии некоторых представителей рода *Chaetoceros* Ehr. (*Bacillariophyta*) из Японского моря // Новости сист. низш. растений. 1987. Т. 24. С. 68—71.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л., 1955. 222 с.

Прошкина-Лавренко А. И. О тождестве *Chaetoceros septentrionalis* Østr. и *Ch. karianus* Grun. // Бот. матер. Отдела споровых растений БИН АН СССР. 1961. Т. 14. С. 40—45.

Bailey J. W. Notice of microscopic forms found in the soundings of the Sea of Kamchatka // Amer. J. Sci. Arts. Second Ser. 1856. Vol. 22. P. 1—6.

Brunel J. Le phytoplancton de la Bale des Chaleurs. 2nd ed. Montreal, 1970. 365 p.

Cleve P. T. On diatoms from the arctic Sea // Bihang Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1873. Vol. 1. N 13. P. 1—28.

Cleve P. T. Diatoms from Baffins Bay and Davis Strait // Bihang Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1896a. Vol. 22. N 3-4. P. 1—22.

Cleve P. T. Redogörelse för de svenska hydrografiske undersökningarne februari 1896. V. Planktonundersökningar. Vegetabiliskt plankton // Bihang Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1896b. Vol. 22. N 5. P. 1—33.

Cleve P. T., Grunow A. Beiträge zur Kenntniss der arctischen Diatomeen // Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1880. Vol. 17. N 2. P. 1—121.

Crawford R. M., Gardner C., Medlin L. K. The genus *Attheya* I. A description of four new taxa, and the transfer of *Gonioceros septentrionalis* and *G. armatus* // Diatom Res. 1994. Vol. 9. N 1. P. 27—51.

Cupp E. E. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Vol. 5. N 1. Univ. California, 1943. 238 p.

Desikachary T. V., Bahadur K. Electron microscope study of diatom wall structure. II. Genus *Chaetoceros* Ehrenberg // J. Sci. Industr. Res. 1954. Vol. 13B. N 2. P. 92—94.

Drebes G. Marines phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). Stuttgart, 1974. 186 S.

Ehrenberg C. G. Einige vorläufige Resultate seiner Untersuchungen der ihm von der Südpolreise des Capitain Ross // Deutsche Akad. Wiss. Berlin, Ber. Mai. 1844. P. 182—207.

Evensen D. L., Hasle G. R. The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 153—184.

Fryxell G. A. Chain-forming diatoms: three species of *Chaetoceraceae* // J. Phycol. 1978. Vol. 14. P. 62—71.

Fryxell G. A., Medlin L. K. Chain forming diatoms: evidence of parallel evolution in *Chaetoceros* // Crypt. Algol. 1981. Vol. 2. N 1. P. 3—29.

Gran H. H. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres // Rep. Norw. Fish. Marine Inv. 1902. Vol. 2. N 5. P. 1—222.

Gran H. H. Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Plankton // Fauna Arctica. Jena, 1904. Vol. 3. N 8. P. 509—554.

Gran H. H. XIX. Diatomeen // Nordisches Plankton (Brandt K., Apstein C. eds.), Botanischer Teil. Kiel; Leipzig, 1905. Vol. 8. N 19. P. 1—146.

Gran H. H., Yendo K. Japanese diatoms. I. On *Chaetoceras*. II. On *Stephanopyxis* // Videnkaps. Skr. I. Mat.-Naturv. Kl. Christiania. 1914. Vol. 8. P. 1—29.

Hargraves P. E. Studies on marine plankton diatoms. IV: Morphology of *Chaetoceros* resting spores // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 99—120.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Arctic diatoms in the Oslofjord and the Baltic Sea, a bio- and paleographic problem? // Proc. 10th Intern. Diat. Symp. (Ed. H. Simola). Koeltz; Koenigstein, 1990. P. 285—300.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms // Identifying marine diatoms and Dinoflagellates / Ed. by C. R. Thomas. San Diego, 1996. P. 5—385.

Helmke J. G., Krieger W. Diatomeenschalen in Elektronenmikroscopischen Bild. I. Winheim. Berlin; Wilmersdorf., 1953. 19 S. Taf. 1—102.

Helmke J. G., Krieger W. Diatomeenschalen in Elektronenmikroscopischen Bild. II. Winheim. Berlin; Wilmersdorf., 1954. 24 S. Taf. 103—200.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Pt V: *Bacillariophyceae* (Diatoms). London, 1964. 317 p. (Fishery Investigations, Ser. IV).

Hernández-Becerril D. U. The morphology and taxonomy of the planktonic diatom *Chaetoceros coarctatus* Lauder (*Bacillariophyceae*) // Diatom Res. 1991a. Vol. 6. N 2. P. 281—287.

Hernández-Becerril D. U. Note of the morphology of *Chaetoceros didymus* and *C. protuberans*, with some considerations of their taxonomy // Diatom Res. 1991b. Vol. 6. N 2. P. 289—297.

Hernández-Becerril D. U. Chaetoceros bermeyensis sp. nov., a new planktonic diatom from the Gulf of California // Bot. Marina. 1991c. Vol. 34. P. 521—526.

Hernández-Becerril D. U. Observations on two closely related species of the diatom genus *Chaetoceros*: *C. tetrastichon* and *C. dadayi* // Nordic J. Bot. 1992a. Vol. 12. N 3. P. 365—371.

Hernández-Becerril D. U. Two new species of the diatom genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Plant Syst. Evol. 1992b. Vol. 181. P. 217—226.

Hernández-Becerril D. U. Note on the morphology of two planktonic diatoms: *Chaetoceros bacteristroides* and *C. seychellarus*, with comments of their taxonomy and distribution // Bot. J. Linn. Soc. 1993a. Vol. 111. P. 117—128.

Hernández-Becerril D. U. Study of the morphology and distribution of two planktonic diatoms: *Chaetoceros paradoxus* and *Ch. filiferus* (*Bacillariophyceae*) // Crypt. Bot. 1993b. Vol. 3. P. 169—175.

Hernández-Becerril D. U. A morphological study of *Chaetoceros* species (*Bacillariophyta*) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico // Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.). 1996. Vol. 26. N 1. P. 1—73.

Hernández-Becerril D. U., del Castillo M. E. M., Lara Villa M. A. Observations on *Chaetoceros buceros* (*Bacillariophyceae*), a rare tropical planktonic species collected from the Mexican Pacific // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 811—818.

Hernández-Becerril D. U., Granados C. F. Species of the diatom genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) in the plankton from the southern Gulf of Mexico // Bot. Marina. 1998. Vol. 41. P. 505—519.

Hustedt F. Atlas der Diatomaceen-Kunde // A. Schmidt. Atlas der Diatomaceen-Kunde. Leipzig, 1920—1921. Pls 321—327, 337—344.

Hustedt F. Die Kiselalgen Deutschlands, Österreich und der Schweiz // L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 1930. Vol. 7. N 1. S. 1—920.

Ikari J. On the formation of auxospores and resting spores of *Chaetoceros teres* Cleve // Bot. Mag., Tokyo. 1921. Vol. 35. N 420. P. 222—227.

Ikari J. On some *Chaetoceras* of Japan. II // Bot. Mag., Tokyo. 1928. Vol. 42. N 497. P. 247—262.

Makarova I. V. An electron microscopy study of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) species // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 49—52.

Meunier A. Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc D'Orléans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p.

Okuno H. Electron microscopical study on antarctic diatoms (1) // J. Japan. Bot. 1951. Vol. 26. N 10. P. 305—310.

Okuno H. Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules. XIV. Observation on the genus *Chaetoceros* // Bot. Mag., Tokyo. 1956. Vol. 69 (814). P. 186—200.

Orlova T. Y. Aperture formation in the diatom genus *Chaetoceros* // Proc. 10th Intern. Diat. Symp. (Ed. H. Simola). Koeltz; Koenigstein, 1990. P. 111—116.

Peragallo H., Peragallo M. Les Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins / Ed. by J. Tempere. Texte, 1897—1908. 493 p.

Ricard M. Atlas du phytoplancton marin. Vol. II: Diatomophycées. Paris, 1987. 297 p.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. // Bibl. Phycol. 1988. Vol. 79. 196 p.

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 IX 1999

SUMMARY

Four species of the genus *Chaetoceros* Ehr.: *C. ingolfianus* and *C. karianus* (section *Brevicatenata*), *C. mitra* (section *Dicladia*), *C. teres* (section *Cylindrica*) from the White, Barents, Kara, Laptev and Chukchi seas have been studied using the scanning electron microscopy (SEM). New information on the morphology of frustules is present. Since the SEM data on the fine structure of valves and setae are lacking in literature, the emended diagnoses of these species were compiled. Some aspects of morphology and taxonomy of the four species are discussed.

УДК 581.55 (268.46) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

© Т. А. Михайлова

ФОРМИРОВАНИЕ ЛАМИНАРИЕВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ НА ВНЕСЕННОМ КАМЕНИСТОМ СУБСТРАТЕ В БЕЛОМ МОРЕ

T. A. MIKHAYLOVA. FORMATION OF THE LAMINARIAN PHYTOCOENOSES ON THE INTRODUCED STONY SUBSTRATE IN THE WHITE SEA

Изучен процесс формирования фитоценозов ламинариевых при колонизации внесенного каменистого субстрата в Белом море. Исследование проводилось в районе Соловецких о-вов в течение 1993—1998 гг. на 3 экспериментальных площадках на глубинах 2, 5 и 10 м, в поясе, занятом ассоциацией Laminaria saccharina + L. digitata. Установлено, что в процессе колонизации субстрата отсутствует фаза неламинариевых сообществ. Среди первопоселенцев на всех глубинах доминирует *Laminaria saccharina*, субдоминантами могут быть *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*, которые через 2 года полностью или частично исчезают из фитоценоза и единственным доминантом остается *Laminaria saccharina*. Состав сопутствующих видов и структура фитоценоза формируются в течение 2—4-летнего периода. Вид *L. digitata* появляется только через 5 лет. На глубинах 2—7 м, где располагаются бидоминантные сообщества L. digitata + L. saccharina, формирование фитоценоза включает 3 стадии и длится не менее 10 лет. На глубинах 8—10 м, где развиваются монодоминантные сообщества *L. saccharina*, фитоценоз формируется за 5 лет. Последовательность заселения нового субстрата в Белом море обусловлена стратегией жизни и скоростью роста видов-конкурентов и аналогична большинству примеров реколонизации в сообществах ламинариевых после катастрофических нарушений.

Ключевые слова: ламинариевые, фитоценоз, формирование, структура, виды-оппортунисты, колонизация, новый субстрат, Белое море.

В последние десятилетия промысловые скопления ламинариевых водорослей в Белом море сократились за счет сужения ламинариевого пояса и уменьшения плотности зарослей, которые в свою очередь обусловлены уменьшением количества твердого субстрата. Это вызвано как естественными процессами заиления дна, так и последствиями промысла с использованием драг (Макаров, Коренников, 1980). Такой способ промысла применялся в Белом море вплоть до 1990-х гг., что привело к нарушению биотопа. Большое количество каменистого субстрата либо изымалось из моря, либо сгребалось в валы, обусловливая образование обширных пространств мягких грунтов. В некоторых районах моря такое изменение мезорельефа дна и исчезновение зарослей приводит к подвижкам мягких грунтов и усилению процессов заиления.

Восстановить прибрежные экосистемы и сырьевую базу ламинариевых Белого моря можно, возвращая каменистый субстрат в места исчезнувших или разреженных зарослей водорослей. Предварительные опыты свидетельствуют о быстром нарастании биомассы на новом субстрате (Коренников, Каплицин, 1987; Михайлова, 1999) и, следовательно, о возможности значительного увеличения запасов ламинариевых водорослей. Подобные данные открывают перспективу крупномасштабного создания новых ламинариевых сообществ. В связи с этим важно изучить, насколько вновь формирующиеся сообщества будут соответствовать естественным и не будет ли тем самым нарушена экосистема моря.

Исследования, посвященные колонизации водорослями нового субстрата, крайне немногочисленны. Вопрос формирования морских сообществ затрагивался в связи с проблемами обрастания и создания искусственных рифов, при этом ведущее место в исследованиях отводилось гидробионтам животного происхождения. В одной из немногочисленных работ, посвященных структуре и развитию фитоценозов водорослей, выявлены значительные структурные и функциональные различия между сообществами водорослей естественных и внесенных субстратов в Черном море и делается вывод, что для формирования зрелого фитоценоза недостаточно даже 10-летнего периода (Еременко, Миничева, 1987).

Формирование сообществ ламинариевых изучалось в связи с реколонизацией после катастрофических нарушений, вызванных воздействием сильных штормов (Dayton, 1975; Cowen et al., 1982; Dayton et al., 1984; Hoffmann et al., 1984; Ojeda Santelices, 1984; Kennelly, 1987a, b, c; Gunnaarsson, 1991), истиранием грунта льдом (Gunnarsson, 1991), выеданием водорослей фитофагами (Leighton et al., 1966; Jones, Kain, 1967; Paine, Vadas, 1969; Pearse, Hines, 1979; Ayling, 1981; Cowen et al., 1982; Kennelly, 1983; Noro et al., 1983; Duggins, 1980; Oshurkov, Ivanjushina, 1993) или воздействием тотального промысла (Kitching, 1941; Svendsen, 1972; Kain, 1975; Reed, Foster, 1984; Smith, 1986; Engel, 1990; Sivertsen, 1991; Oshurkov, Ivanjushina, 1993). По Белому морю имеются отдельные сведения о восстановлении водорослевых сообществ в процессе реколонизации после промысла, на основании которых считается, что восстановление происходит за 2—4 года (Денисов, Денисова, 1979; Возжинская, 1982; Анцулевич и др., 1990).

Материал и методика

Наблюдения проводили в 1993—1998 гг. в Белом море на 10 экспериментальных участках с внесенным субстратом. Наиболее полно закономерности формирования сообществ ламинариевых водорослей прослеживаются в экспериментах № 1, 2 и 5, которые проводились в районе Соловецких о-вов (пролив Печаковская Салма) на

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м^2) в ламинариевом фитоценозе из экперимента № 2

Возраст фитоценоза	1 год	2 года	3 года	4 года
Годы наблюдений	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	6	3	3
Chlorophyta				
Cladophora rupestris	+			+
Chaetomorpha melagonium			+	+
Acrosiphonia flagellata	+	1.2 ± 1.2		
A. incurva Kjellm.		+		
Spongomorpha aeruginosa		+		+
Monostroma grevillei			+	
Enteromorpha prolifera		+		+
Ulvaria obscura	0.1 ± 0.0	+	0.7 ± 0.7	9.4 ± 9.3
Phaeophyta				
Pilayella varia		28.9 ± 26.5		0.9 ± 0.6
P. litoralis		13.1 ± 10.7		0.7 ± 0.7
Ectocarpus confervoides		13.1 ± 10.7		0.1 ± 0.1
E. fasciculatus				0.7 ± 0.6
E. siliculosus		13.1 ± 10.7		0.9 ± 0.6
E. hiemalis				0.7 ± 0.6
Ralfsia verrucosa Aresch.				+
Chordaria flagelliformis		1.2 ± 1.2		
Haplospora globosa		+		+
Sphacelaria plumosa		+		18.0 ± 17.0
Scytosiphon lomentaria		+		
Litosiphon filiformis			+	+
Stictyosiphon tortilis		2.3 ± 2.3		+
Dictyosiphon hyppuroides (Lyngb.) Kütz				0.1 ± 0.1
D. chordaria		0.4 ± 0.4		
Desmarestia aculeata	+	137.6 ± 116.1	0.8 ± 0.8	1065.3 ± 785.1

Dictyosiphon chordaria Aresch.	0.9 ± 0.9				
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.	412.2 ± 284.3	+	1.5 ± 1.1	1.3 ± 0.7	101.3 ± 58.9
D. viridis (Müll.) Lamour.	+				
Saccorhiza dermatodea (De la Pyl.) J. Ag.	+	146.7 ± 146.7			
Chorda tomentosa Lyngb.	10.3 ± 10.3				
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	2123 ± 1220.1				
L. saccharina (L.) Lamour.	2874.2 ± 2518.5	7866.7 ± 3806.1	28402.6 ± 13381.5	33016.8 ± 2660.9	52463.1 ± 4294.3
Alaria esculenta (L.) Grev.	526.5 ± 524.8		56.0 ± 56.0	3.3 ± 3.3	
Fucus distichus L.	2.1 ± 2.1		4.6 ± 4.6		
F. serratus L.	0.7 ± 0.7				
F. vesiculosus L.	13.1 ± 10.4		1.0 ± 1.0	+	
Rhodophyta					
Porphyra abyssicola Kjellm.	+				
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papenf.	+				
Hildenbrandtia rubra (Sommerf.) Menegh.	+			+	
Corallinaceae Lamour.	+			+	
Corallina officinalis L.	+				
Euthora cristata (L.) J. Ag.	3.2 ± 3.2				
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.	+		+		1.9 ± 1.7
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hansen	1.5 ± 1.5		+		
Coccotylus truncatus Wynne et Heine	2.7 ± 2.7				
Palmaria palmata (L.) Kuntze	386.7 ± 385.2		+	103.3 ± 96.4	54.7 ± 39.8
Devaleraea ramentacea (L.) Guiry				0.7 ± 0.7	
Ceramium circinatum (Kütz.) J. Ag.	2.9 ± 2.7	+	+		
C. rubrum (Huds.) Ag.					0.9 ± 0.9
Ptilota plumosa (L.) Ag.	4.2 ± 2.1		2.6 ± 2.6		+
Pantoneura baerii (P. et R.) Kyl.	+		+		
Phycodrys rubens (L.) Batt.	16.4 ± 15.0		+		
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev.	5.7 ± 2.8		1.2 ± 1.1		
P. arctica J. Ag.	+	+	+	+	+
P. nigrescens (Smith) Grev.	+		0.7 ± 0.6		
Rhodomela confervoides (Huds.) Silva	3.6 ± 3.6		+	+	43.5 ± 42.3
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.	40.5 ± 15.6		+	14.7 ± 12.7	0.5 ± 0.5
Биомасса фитоценоза	6496.6 ± 3555.7	8026.9 ± 3963.7	28490.7 ± 13371.0	33151.8 ± 2661.4	52866.8 ± 4280.2
Число видов	51	8	31	19	17
Видовая насыщенность	31 ± 4.6	4 ± 1.0	10.8 ± 3.8	12.3 ± 2.7	9.7 ± 1.7
ИВР	1.69 ± 0.16	0.07 ± 0.07	0.25 ± 0.19	0.04 ± 0.03	0.07 ± 0.03

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м^2) в ламинариевом фитоценозе из экперимента № 2

Возраст фитоценоза	1 год	2 года	3 года	4 года
Годы наблюдений	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	6	3	3
Chlorophyta				
Cladophora rupestris	+			+
Chaetomorpha melagonium			+	+
Acrosiphonia flagellata	+	1.2 ± 1.2		
A. incurva Kjellm.		+		
Spongomorpha aeruginosa		+		+
Monostroma grevillei			+	
Enteromorpha prolifera		+		+
Ulvaria obscura	0.1 ± 0.0	+	0.7 ± 0.7	9.4 ± 9.3
Phaeophyta				
Pilayella varia		28.9 ± 26.5		0.9 ± 0.6
P. litoralis		13.1 ± 10.7		0.7 ± 0.7
Ectocarpus confervoides		13.1 ± 10.7		0.1 ± 0.1
E. fasciculatus				0.7 ± 0.6
E. siliculosus		13.1 ± 10.7		0.9 ± 0.6
E. hiemalis				0.7 ± 0.6
Ralfsia verrucosa Aresch.				+
Chordaria flagelliformis		1.2 ± 1.2		
Haplospora globosa		+		+
Sphacelaria plumosa		+		18.0 ± 17.0
Scytosiphon lomentaria		+		
Litosiphon filiformis			+	+
Stictyosiphon tortilis		2.3 ± 2.3		+
Dictyosiphon hyppuroides (Lyngb.) Kütz				0.1 ± 0.1
D. chordaria		0.4 ± 0.4		
Desmarestia aculeata	+	137.6 ± 116.1	0.8 ± 0.8	1065.3 ± 785.1

Saccorhiza dermatodea	140.0 ± 80.8			
Chorda filum (L.) Lamour.	+			
Laminaria saccharina	1120.0 ± 145.7	13029.3 ± 5423.0	7869.0 ± 2089.7	16992.4 ± 1538.1
Alaria esculenta	116.7 ± 116.7	54.8 ± 39.3	82.0 ± 55.6	
Fucus sp.		+	2.8 ± 1.7	+
Rhodophyta				
Audouinella efflorescens				+
Hildenbrandtia rubra		+	+	
Corallinaceae Lamour.			+	
Euthora cristata				0.9 ± 0.6
Cystoclonium purpureum		+	+	1.4 ± 1.3
Fimbrifolium dichotomum		+	+	24.0 ± 2.3
Coccotylus truncatus		+		19.3 ± 18.3
Ahnfeltia plicata (Huds.) Fries		+		+
Palmaria palmata			+	+
Devaleraea ramentacea (L.) Guiry				+
Ceramium circinatum		0.1 ± 0.1	0.8 ± 0.6	
Ptilota plumosa		+		94.7 ± 24.7
Pantoneura baerii		+		1.4 ± 1.3
Phycodrys rubens		+	+	42.7 ± 15.4
Polysiphonia urceolata		9.5 ± 7.8	3.3 ± 2.4	+
P. arctica	+	+		1.3 ± 0.7
P. nigrescens		0.1 ± 0.1	1.5 ± 0.5	
Rhodomela confervoides	+	0.4 ± 0.3	+	1.0 ± 0.6
Odonthalia dentata		+	0.4 ± 0.3	94.7 ± 33.4
Биомасса фитоценоза	1376.9 ± 153.0	13305.2 ± 5557.7	7961.6 ± 2038.3	18370.9 ± 2265.3
Число видов	10	33	19	35
Видовая насыщенность	6.0 ± 0.6	12.0 ± 2.0	13.7 ± 1.8	26.0 ± 3.6
ИВР	0.68 ± 0.10	0.16 ± 0.05	0.13 ± 0.09	0.42 ± 0.12

ТАБЛИЦА 3

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м^2) в ламинариевом фитоценозе из экперимента № 5 и в контрольном фитоценозе

Фитоценоз	Контрольный	Экспериментальный				
Возраст фитоценоза		2 года	3 года	4 года	5 лет	6 лет
Годы наблюдений	1997	1994	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	?	3	3	3	3
Chlorophyta						
Cladophora rupestris	+		+		+	
Chaetomorpha melagonium	+					
Acrosiphonia arcta	+					
A. flagellata					0.1 ± 0.1	
Spongomorpha aeruginosa					+	
Phaeophyta						
Pilayella litoralis	0.1 ± 0.1				+	
Ectocarpus confervoides	0.1 ± 0.1				0.4 ± 0.4	
E. fasciculatus					+	
E. penicillatus (Ag.) Kjellm.	0.1 ± 0.1					
Haplospora globosa	+					
Sphacelaria arctica Harv.	+					
S. plumosa	0.1 ± 0.1		0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1	+
Stictyosiphon tortilis	+				+	
Desmarestia aculeata	3.2 ± 2.8		36.7 ± 16.9	293.5 ± 293.3	82.6 ± 48.2	52.3 ± 30.6
D. viridis	0.1 ± 0.1					+
Laminaria digitata	62.9 ± 62.9				0.3 ± 0.3	
L. saccharina	1013.9 ± 179.1	489.4	2418.0 ± 971.0	1070.8 ± 173.4	1407.0 ± 416.0	2195.0 ± 1688.0
Fucus vesiculosus			1.7 ± 1.7		0.5 ± 0.5	
Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis			+			

Rhodophyta						
Audouinella efflorescens	+				+	+
A. purpurea (Lightf.) Woelkerling				0.1 ± 0.1		
Hildenbrandtia rubra	0.1 ± 0.0					
Corallinaceae Lamour.	+			0.1 ± 0.1		+
Corallina officinalis				0.1 ± 0.1		
Euthora cristata	0.6 ± 0.3		0.7 ± 0.7		0.8 ± 0.6	
Fimbrifolium dichotomum	0.2 ± 0.1		0.1 ± 0.0	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.4	
Coccotylus truncatus	0.2 ± 0.1		0.7 ± 0.6		0.9 ± 0.8	2.3 ± 2.3
Ahnfeltia plicata			11.7 ± 11.7			
Palmaria palmata	+					
Scagelia pylaisaei (Mont.) Wynne	+				+	+
Ceramium circinatum			+	0.1 ± 0.1		
Ptilota plumosa	0.1 ± 0.1	0.7	10.0 ± 5.7	0.3 ± 0.1	0.9 ± 0.8	0.2 ± 0.2
Pantoneura baerii	0.1 ± 0.1		0.1 ± 0.0		0.7 ± 0.5	+
Phycodrys rubens	0.4 ± 0.3	5.0	5.0 ± 2.9	0.8 ± 0.6	1.0 ± 0.4	1.5 ± 1.3
Polysiphonia arctica	1.0 ± 0.8	26.0	0.1 ± 0.0	6.8 ± 6.6	1.8 ± 1.6	0.7 ± 0.7
P. nigrescens	+				0.1 ± 0.1	
Rhodomela confervoides	0.1 ± 0.1				+	
Odonthalia dentata	6.8 ± 2.4	11.0	6.7 ± 3.3	9.3 ± 4.8	4.8 ± 2.4	27.0 ± 17.6
Биомасса фитоценоза	1090.1 ± 134.6	532.1	2491.7 ± 1001.8	1382.4 ± 252.4	1502.6 ± 429.7	2279.0 ± 1703.0
Число видов	29	5	16	12	24	13
Видовая насыщенность	19.3 ± 0.3		12.0 ± 2.1	6.7 ± 2.8	15.7 ± 1.7	7.7 ± 2.7
ИВР	0.36 ± 0.25	0.52	0.25 ± 0.08	0.42 ± 0.37	0.35 ± 0.16	0.40 ± 0.18

глубинах 2, 5 и 10 м соответственно, в пределах ламинариевого пояса. Экспериментальные полигоны площадью 75—100 м² размещали на свободных от растительности участках дна. В качестве субстрата использовали камни 15—30 см в диам., взятые из верхней литорали и супралиторали. Субстрат вносили в летний период. Плотность распределения камней составляла 3—8 шт./м². Эксперименты № 1 и 2 проводили в проливе между о-вами Сенные Луды. Контрольным в обоих экспериментах служило одно сообщество, расположенное на глубине 3—4 м (табл. 1, 2). Пробы в новых фитоценозах отбирали в июле 1995—1998 гг., в контроле — в июле 1996 г. Данные по первым 2 годам развития сообществ в этих экспериментах опубликованы (Михайлова, 1999). Несоответствие значений биомасс здесь и в предыдущей статье объясняется тем, что в настоящей работе применяли иную методику пересчета биомасс. Эксперимент № 5 проводили около о-ва Песья Луда. Контрольным для нового фитоценоза было естественное сообщество, расположенное рядом с экспериментальным полигоном и на одной с ним глубине (табл. 3). Пробы в новом фитоценозе отбирали в июле—августе 1994—1998 гг., в контроле — в июле 1997 г. Данные по 1-му году развития сообщества на новом субстрате отсутствуют, по 2-му году (1994 г.) получены Н. А. Ковальчуком (БИН РАН). Остальные наблюдения проведены автором. Отбор проб осуществляли в 3—6-кратной повторности водолазным способом с использованием мерных рамок 1 м² и (или) 0.25 м².

Соленость в районе исследования в летний период составляет 27 ‰ (Чугайнова, Коренников, 1995). Максимальная скорость придонного течения во всех экспериментах составляет 0.15—0.16 м/с.

Глубину определяли при помощи глубиномера (водолаз) или с лодки ручным лотом, гидродинамические характеристики — при помощи измерителя скорости и направления течений СМ-2.

Для описания и сравнительной характеристики фитоценозов и ценопопуляций применяли следующий комплекс оценочных параметров: 1) состав и количество видов фитоценоза в целом, каждого из ярусов и синузии эпифитов; 2) видовая насыщенность фитоценоза (число видов/м²); 3) биомасса отдельных видов (г/м²); 4) биомасса фитоценоза (г/м² или кг/м²); 5) доля биомассы первого и второго ярусов и синузии эпифитов в биомассе фитоценоза (%); 6) плотность поселения пологовых растений (экз./м²), т. е. растений, длина которых превышает 50 см (Smith, 1986); 7) плотность поселения всех растений (экз./м²); 8) возрастная структура ценопопуляций доминантов: доля (%) растений каждой возрастной группы в ценопопуляции; 9) размерная структура ценопопуляции: плотность поселения растений (экз./м²) каждой размерной группы; 10) ИВР — индекс видового разнообразия всего фитоценоза, первого и второго ярусов, синузий эпифитов, который определяется по следующей формуле (Shannon, Weaver, 1963; Песенко, 1982):

$$\text{ИВР} = -\sum_i \frac{m_i}{M} \cdot \log_2\left(\frac{m_i}{M}\right),$$

где m_i — биомасса i-го вида (г/м²), M — биомасса целого фитоценоза, первого и второго ярусов, синузии эпифитов (г/м²).

Данные, полученные на экспериментальных площадках, сравнивали по всем показателям с контрольными сообществами, кроме того, для сравнения были привлечены сведения по межгодовой динамике характерного для района исследования климаксного ламинариевого сообщества (Михайлова, 2000).

Результаты

В новых фитоценозах на глубинах 2 и 5 м (эксперименты № 1 и 2) общее количество видов и видовая насыщенность уже на 2-й год, а на глубине 10 м (эксперимент № 5) на 3-й год соответствуют аналогичным показателям естественного сообщества (Михайлова, 2000) при некоторых отличиях от последнего по видовому составу (табл. 1—3). Наиболее важным отличием является отсутствие в новых фитоценозах в течение первых 4 лет вида *Laminaria digitata* — одного из доминантов контрольного фитоценоза (табл. 1, 2). Появление этого вида отмечено в эксперименте № 5 только на 5-й год (табл. 3).

Биомасса нового фитоценоза из эксперимента № 1 на 2—4-й годы развития (табл. 1) значительно превышает биомассу естественных беломорских ламинариевых сообществ. Биомасса последних редко достигает 30 кг/м^2; обычно это сообщества, где доминирует *L. digitata.* В новом же сообществе на протяжении 4 лет доминирует вид *L. saccharina*, который в естественных условиях никогда не формирует такую высокую биомассу. Биомасса нового фитоценоза из эксперимента № 2 на 2—4-й годы (табл. 2) соответствует аналогичной величине наиболее продуктивных естественных сообществ, произрастающих в среднем горизонте ламинариевого пояса (глубина 5—7 м). Биомасса нового фитоценоза из эксперимента № 5 на 3-й год несколько превышает биомассу контрольного фитоценоза (табл. 3), но находится на естественном уровне. В последующие годы биомасса не увеличивается и варьирует незначительно (табл. 3).

Благодаря монодоминантности ИВР новых фитоценозов из экспериментов № 1 и 2 в течение 4 лет остается крайне низким (табл. 1, 2), тогда как естественные сообщества на тех же глубинах, в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса, как правило, бидоминантны и поэтому имеют ИВР около 1 (табл. 1) (Михайлова, 2000). ИВР нового фитоценоза на глубине 10 м из эксперимента № 5, начиная с 3-го года, соответствует ИВР контрольного фитоценоза (табл. 3).

Характерная для естественных сообществ 3-ярусная структура в новом фитоценозе в эксперименте № 1 формируется на 3-й год, в эксперименте № 2 — на 2-й, а в эксперименте № 5 — на 4-й год. Однако состав некоторых структурных компонентов новых фитоценозов отличается от естественных. Особенно это касается первого яруса. В эксперименте № 1 он характеризуется монодоминантностью и соответственно исключительно низким значением ИВР (0.01—0.06) по сравнению с контрольным. В эксперименте № 2 на 1-й год развития в первый ярус входят 4 вида, поэтому, подобно первому ярусу естественных сообществ на той же глубине (Михайлова, 2000), будучи олигодоминантным, он имеет сравнительно высокий ИВР (0.68). Однако при дальнейшем развитии первый ярус становится монодоминантным, и его ИВР снижается до 0.1. В эксперименте № 5 на 5-й год первый ярус приобретает полное сходство по составу и структуре с первым ярусом контрольного фитоценоза.

Структура второго яруса новых фитоценозов в экспериментах № 1 и 2 практически соответствует таковой естественных сообществ на сходных глубинах (контрольный фитоценоз) (Михайлова, 2000): видовой состав формируется уже на 2-й год, а величина ИВР на протяжении всего периода наблюдений имеет сравнительно высокое значение (0.67—1.72 в эксперименте № 1; 1.28—2.04 в эксперименте № 2). Однако в отличие от стабильных естественных сообществ во втором ярусе новых фитоценозов в первые 4 года не наблюдается постоянства доминантов. В эксперименте № 5 второй ярус на 4-й год приобретает полное сходство по составу и структуре со вторым ярусом контрольного фитоценоза.

Третий ярус новых фитоценозов, как и у большинства естественных ламинариевых сообществ, образуют кораллиновые и *Hildenbrandtia rubra* (табл. 1—3). Синузия эпифитов, характерная для естественных сообществ (контрольный фитоценоз для экспериментов № 1 и 2) (Михайлова, 2000), в экспериментах № 1 и 2 формируется к 4-му году развития, по мере старения растений *Laminaria saccharina.* В эксперименте № 5 эпифиты появляются на 5-й год; в контрольном для этого эксперимента фитоценозе эпифиты развиваются незначительно.

Доля биомассы второго яруса и синузии эпифитов в общей биомассе новых сообществ из экспериментов № 1 и 2 на протяжении первых 4 лет значительно ниже, чем в естественных фитоценозах, благодаря тому, что подавляющее большинство фитомассы приходится на первый ярус, точнее — на его доминант *L. saccharina.*

Доля первого яруса в биомассе естественных сообществ верхнего горизонта ламинариевого пояса (глубина 2—4 м) составляет не более 91—92 % благодаря обилию не только ламинариевых, но и других видов (контрольный фитоценоз из экспериментов № 1 и 2). В среднем горизонте (глубина 5—7 м) доля первого яруса составляет 94—95 % (Михайлова, 2000), в нижнем (глубина 8—10 м) — 99 % (контрольный фитоценоз из эксперимента № 5). В новых сообществах в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса (эксперименты № 1 и 2) происходит быстрое нарастание биомассы *L. saccharina*, поэтому доля биомассы первого яруса также быстро возрастает до 98—99 % и в течение первых 4 лет превышает естественный уровень. В эксперименте № 5 в связи с замедленным нарастанием биомассы *L. saccharina* доля первого яруса в общей биомассе на 2-й год несколько ниже — 92—95 %. На 3-й год оба этих показателя выходят на естественный уровень.

Вид *L. saccharina* в новых фитоценозах очень густо заселяет свободный субстрат, через 1 год плотность проростков на новом субстрате составляет от нескольких сотен до нескольких тысяч экземпляров на 1м². По мере дальнейшего развития плотность поселения вида снижается. За период наблюдений развивающаяся ценопопуляция *L. saccharina* в эксперименте № 1 отличается от популяций ламинариевых в естественных сообществах: на 4-й год в ней преобладают крупные, старые водоросли, подавляющие развитие проростков. Плотность поселения пологовых растений в новом сообществе (54.7 экз./м²) значительно превышает таковую величину не только для *L. saccharina*, но и для всех ламинариевых фитоценозов (около 30 экз./м²). В эксперименте № 2 на 4-й год структура ценопопуляции *L. saccharina* в новом фитоценозе во многом соответствует структуре естественных популяций. Плотность поселения пологовых растений (29.3 экз./м²) совпадает с максимальной плотностью ламинариевых в естественных сообществах. При такой плотности растений полога уже возможно прорастание молодых растений, которые и появляются в ценопопуляции в заметном количестве. В эксперименте № 5 структура развивающейся ценопопуляции *L. saccharina* на 5-й год становится полностью идентичной структуре популяции *L. saccharina* в контрольном фитоценозе.

Обсуждение

Проведенные исследования позволили проследить последовательность колонизации водорослями нового субстрата. Через год доминантом становится *Laminaria saccharina*. В верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса субдоминантами могут быть *Alaria esculenta* и однолетний вид *Saccorhiza dermatodea*. Через 2 года единственным доминантом остается *Laminaria saccharina*, *Alaria esculenta* становится редким видом, а *Saccorhiza dermatodea* исчезает из сообщества. Естественный состав недоминирующих видов и 3-ярусная структура фитоценоза формируются сравнительно быстро, в течение 2—4-летнего периода. По мере старения ламинариевых на их слоевищах развивается синузия эпифитов, аналогичная естественным сообществам. Вид *Laminaria digitata* появляется в сообществе только через 5 лет.

С увеличением глубины снижается гидродинамическая активность. В естественных сообществах вид *L. digitata*, приспособленный к жизни в местах с более сильными течениями (Gunnarsson, 1991), с увеличением глубины (8—10 м) перестает быть в числе доминантов или исчезает из ламинариевых ценозов. Поэтому обычно сообщества, произрастающие на нижней границе ламинариевого пояса в Белом море, монодоминантны. Таким образом, формирование новых ламинариевых сообществ на этой глубине происходит сравнительно быстро и сводится к становлению и стабилизации популяционной структуры вида *L. saccharina*.

В местах произрастания более сложных бидоминантных сообществ верхнего и среднего горизонтов ламинариевого пояса развитие нового фитоценоза будет происходить дольше. Формирование бидоминантного сообщества включает 3 стадии. На первой стадии происходят развитие и становление популяционной структуры видапервопоселенца, т. е. *L. saccharina*. На второй стадии второй доминант контрольного сообщества (*L. digitata*) появляется сначала как редкий, затем как сопутствующий вид, а далее происходит становление его популяционной структуры. Третья стадия — стадия климаксного сообщества, где длительное время устойчиво сосуществуют 2 вида *Laminaria*.

На нашем материале можно констатировать завершение формирования монодоминантного сообщества в эксперименте № 5 за 5 лет. В экспериментах № 1 и 2 процесс формирования новых сообществ в течение 4 лет проходит первую стадию; для достижения климакса потребуется не менее 10 лет.

Важно отметить, что в процессе формирования ламинариевых ценозов отсутствует фаза альтернативных сообществ, конкурирующих с сообществами ламинариевых, например сообществ беспозвоночных или быстрорастущих зеленых водорослей. Это объясняется, во-первых, тем, что в сублиторали высокобореальных морей при стабильной морской солености с сообществами водорослей не способны конкурировать сообщества животных (например, мидий) (Ошурков, 1993). Во-вторых, в Белом море отсутствуют фитофаги, оказывающие сильное воздействие на ламинариевые сообщества. Поэтому здесь в отличие от сообществ, где важную роль играют межвидовые взаимодействия в системе «водоросли—фитофаги—хищники» (Estes, Palmisano, 1974; Breen, Mann, 1976; Mann, 1977; Duggins, 1980; Breen et al., 1982; Dayton, 1985), формирование сообществ водорослей не контролируется другими бентосными организмами. И в-третьих, в Белом море сообщества ламинариевых приурочены к стабильным сублиторальным условиям, вероятно, поэтому здесь отсутствует фаза эфемерных оппортунистических водорослей, которая в литоральной зоне предвосхищает поселение видов климаксной стадии (Kain, 1975; Clayton, 1990).

На новом субстрате в Белом море сразу формируется сообщество ламинариевых водорослей. Более того, в первые 2 года ламинариевые с очень высокой плотностью оккупируют субстрат, что препятствует развитию видов подроста. Но, возможно, не только это сдерживает формирование второго и третьего ярусов. Экологическую группировку облигатных видов подроста выделил P. K. Dayton (1975), работая в литоральной зоне. Эти виды погибают после удаления пологовых водорослей, которые, вероятно, защищают их от осушения и сильного излучения. По-видимому, в сублиторали виды подроста также обладают специфическими требованиями к среде. Так, красные водоросли — основные представители второго и третьего ярусов — приспособлены к жизни под пологом ламинариевых или в более глубоководной зоне, куда доходит очень небольшое количество света, поэтому они появляются в сообществе только после формирования полога.

Формирование состава доминантов — наиболее длительный процесс при развитии фитоценоза. Он определяется конкурентными взаимодействиями между доминирующими видами, имеющими сходные жизненные формы.

При появлении нового субстрата возникает ситуация, когда отсутствует конкуренция за пространство и свет, поэтому на новом субстрате мы наблюдаем процессы, аналогичные изменениям, происходящим после удаления ламинариевых водорослей. Особенно это касается полного удаления, так как в результате удаления только пологовых растений снижается конкуренция за свет, в то время как субстрат по-прежнему остается занятым растениями подроста. J. M. Kain (1975) считает, что в экспериментах с удалением только пологовых растений (Kitching, 1941; Svendsen, 1972) восстановление ламинариевых идет быстрее, так как обеспечивается не за счет продукции новых спор, а благодаря росту молодых растений, оставшихся на субстрате. Что касается субстрата, полностью очищенного от водорослей, то на нем остаются покоящиеся микроскопические стадии — гаметофиты (Kain, 1975). Однако ламинариевые продуцируют очень большое количество спор (Chapman, 1984; Макаров, Шошина, 1998), которые активно занимают новый субстрат и прорастают на нем, независимо от наличия или отсутствия на субстрате гаметофитов.

При восстановлении сообществ иногда сразу появляется доминант. Например, после удаления морских ежей в южной Калифорнии восстановление сообщества

Macrocystis отмечено уже через 1 год (Leighton et al., 1966). Но более часто появлению доминанта климаксного сообщества предшествуют другие стадии. Так, на более северном побережье (штат Вашингтон), прежде чем установится сообщество того же вида, происходит смена по крайней мере двух стадий: в 1-й год доминирует *Nereocystis*, а во 2-й и 3-й годы — виды *Laminaria* (Paine, Vadas, 1969). Еще севернее — в Британской Колумбии (Канада) — в 3-й год доминирует не *Laminaria*, а *Pterigophora* (Pace, 1981). После промысла *Laminaria hyperborea* в Норвегии в течение 3 лет развиваются виды *Desmarestia aculeata*, *D. viridis*, *Laminaria saccharina* и *Halidrys siliquosa* (Svendsen, 1972). На о-ве Мэн в Великобритании после расчистки «лесов» *Laminaria hyperborea* в 1-й год развивается *Saccorhiza polyshides*, вид *Laminaria hyperborea* становится доминантом во 2-й год, а исходную биомассу этот вид восстанавливает только на 3-й год (Kain, 1975). На Командорских о-вах в верхней сублиторали после промысла *L. dentigera* происходит частичное замещение этого вида на более коротко-живущий *L. bongardiana* (Oshurkov, Ivanjushina, 1993).

Иногда эти стадии составляют сукцессию (Hatton, 1938; Raju, Venugopal, 1971; Ang, 1985). Но не всегда одинаковая последовательность наблюдается из года в год (Kain, 1975). Существует мнение, что при равных условиях для всех видов первыми вырастают наиболее быстро растущие виды-оппортунисты (Lee, 1966; Connell, Slayter, 1977).

По стратегии жизни могут различаться не только виды, далеко отстоящие друг от друга в эволюционном плане, но и близкородственные виды. Так, среди калифорнийских ламинариевых выделяют 4 группы, различающиеся жизненной стратегией (Dayton et al., 1984). Такие различия могут иметь даже виды в пределах одного рода, например *Laminaria*. После удаления растительности в поясе «лесов» *L. hyperborea* на северо-востоке Атлантики среди различных первопоселенцев практически все авторы отмечают вид *L. saccharina* (Jones, Kain, 1967; Kain, 1975; Sivertsen, 1991), иногда — *L. digitata* (Kain, 1975). Впоследствии эти виды быстро исчезают, уступая место климаксовому виду. По отношению к видам *L. hyperborea* и *L. digitata* оппортунистическими свойствами обладают ламинариевые *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* (Gunnarsson, 1991; Sivertsen, 1991).

На северо-западном побережье Атлантики, как и в Арктике, вид *Laminaria hyperborea* отсутствует. В Новой Шотландии (Канада) произрастает сообщество L. digitata + L. longicruris, по структуре и межвидовым взаимодействиям аналогичное беломорским сообществам L. digitata + L. saccharina. Вид *L. longicruris* адаптирован к нарушениям, а *L. digitata* — к стабильности. Поэтому после различных разрушительных воздействий (например, промысла) первоначально разрастается *L. longicruris*, а *L. digitata* деградирует, и требуется несколько лет для возвращения сообщества к стабильному состоянию, где оба вида сосуществуют в качестве доминантов (Smith, 1986).

В Белом море (в отличие от северо-восточной Атлантики, где *L. hyperborea* разделяет зоны произрастания других ламинариевых) практически в одном поясе оказываются виды *L. digitata*, *L. saccharina*, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*, хотя и существует некоторая приуроченность этих видов к различным местообитаниям. Так, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea* поселяются в самом верхнем горизонте сублиторали на глубинах от 0 до 2 м, а *Laminaria digitata* доминирует в местах с более сильными течениями. При появлении свободного субстрата даже на участках, где в естественных сообществах доминирует *L. digitata*, первопоселенцами становятся виды *L. saccharina*, *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*. До стадии однолетних растений они сосуществуют, затем *S. dermatodea* исчезает, *Alaria esculenta* значительно элиминирует и становится сопутствующим или редким видом, а *Laminaria saccharina* становится единственным доминантом и значительно сдерживает появление и «укоренение» в новом сообществе популяции вида *L. digitata*.

В нашем исследовании не обнаружено, чтобы фаза доминирования одних видов подготавливала условия для возникновения последующей фазы. Последовательность колонизации субстрата обусловлена стратегией жизни и скоростью роста видов-конкурентов.

Выводы

1. В Белом море при развитии ламинариевых сообществ на новом субстрате отсутствуют альтернативные фазы с доминированием животных или неламинариевых водорослей.

2. Структура фитоценоза и состав сопутствующих видов формируются быстро — в течение 2—4-летнего периода.

3. Наиболее длительным процессом при развитии фитоценоза является формирование состава доминантов. Первопоселенцем является *Laminaria saccharina*, в верхнем и среднем горизонтах ламинариевого пояса также — *Alaria esculenta* и *Saccorhiza dermatodea*. До стадии однолетних растений они сосуществуют, затем *S. dermatodea* исчезает, а *Alaria esculenta* становится редким видом. Вид *Laminaria digitata* появляется в сообществе через 5 лет. Последовательность заселения нового субстрата ламинариевыми водорослями в Белом море обусловлена стратегией жизни и скоростью роста видов-конкурентов и аналогична большинству примеров реколонизации сообществ ламинариевых после катастрофических нарушений.

4. На глубинах 2—7 м в Белом море на внесенном каменистом субстрате развиваются бидоминантные сообщества Laminaria digitata + L. saccharina, формирование которых включает 3 стадии; для достижения климаксной стадии требуется не менее 10 лет. На глубинах 8—10 м развиваются монодоминантные сообщества *L. saccharina*, которые формируются за 5 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анцулевич А. Е., Погребов В. Б., Самсонов Н. И. Сукцессия сообществ ламинарии на экспериментально расчищенных участках дна верхней сублиторали Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Тез. докл. конф. (г. Архангельск, сентябрь 1990 г.). Архангельск, 1990. С. 134—135.

Возжинская В. Б. Воздействие антропогенного фактора на донные фитоценозы Соловецкого архипелага (Белое море) // Проблемы экологии Белого моря: Тез. докл. науч.-практ. конф. Архангельск, 1982. С. 60—62.

Денисов Н. Е., Денисова Н. И. Изучение пространственной структуры и скорости восстановления зарослей макрофитов Кандалакшского залива Белого моря // III Всесоюз. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. Тез. докл. (Севастополь, октябрь 1979 г.). Киев, 1979. С. 42—43.

Еременко Т. И., Миничева Г. Г. Обогащение растительности морских акваторий методом искусственных рифов // Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Тез. докл. Всесоюз. конф. (Москва, 2—4 дек. 1987 г.). М., 1987. С. 81—83.

Коренников С. П., Каплицин А. Ю. Первые итоги применения изношенных автопокрышек для выращивания ламинарии в Белом море // Там же. 1987. С. 32—34.

Макаров В. Н., Коренников С. П. Развитие сырьевой базы водорослевой промышленности северного бассейна // Рыб. хоз-во. 1980. № 5. С. 46—48.

Макаров В. Н., Шошина Е. В. Спороношение // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты, 1998. С. 40—52.

Михайлова Т. А. Начальные этапы экспериментального формирования ламинариевых ценозов в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 56—66.

Михайлова Т. А. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 78—88.

Ошурков В. В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 44 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Чугайнова В. А., Коренников С. П. Экологические условия марикультуры ламинарии сахаристой в Белом море // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 1. С. 57—61.

Ang P. O. Studies on the recruitment of *Sargassum* spp. (*Fucales*: *Phaeophyta*) in Balibago, Calatagan, Philippines // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1985. Vol. 91. P. 293—301.

Ayling A. M. The role of biological disturbance in temperate subtidal encrusting communities // Ecology. 1981. Vol. 62. P. 830—847.

Breen P. A., Carson T. A., Foster J. B., Stewart E. A. Changes in subtidal community structure associated with British Columbia sea otters transplants // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 7. P. 13—20.

Breen P. A., Mann K. H. Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada // J. Fish. Res. Board Can. 1976. Vol. 233. P. 1278—1283.

Chapman A. R. O. Reproduction, recruitment and mortality in two species of *Laminaria* in Southwest Nova Scotia // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 99—109.

Clayton M. N. The adaptive significance of life history characters in selected orders of marine brown macroalgae // Austr. J. Ecol. 1990. Vol. 15. P. 439—452.

Connell J. H., Slayter R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Nat. 1977. Vol. 111. P. 1119—1144.

Cowen R., Agegian C. R., Foster M. S. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1982. Vol. 64. P. 189—201.

Dayton P. K. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community // Ecol. Monogr. 1975. Vol. 45. P. 137—159.

Dayton P. K. The structure and regulation of some South American kelp communities // Ecol. Monogr. 1985. Vol. 255. P. 447—468.

Dayton P. K., Currie V., Gerrodette T. et al. Patch dynamics and stability of some California kelp communities // Ecol. Monogr. 1984. Vol. 54. P. 253—289.

Duggins D. O. Kelp bads and sea-otters: an experimental approach // Ecology. 1980. Vol. 61. P. 447—453.

Engel S. Ecological impact of harvesting macrophytes in Halverson Lake, Wiskonsin // J. Aq. Plant Manag. 1990. Vol. 28. P. 41—45.

Estes J. A., Palmisano J. F. Sea otters: their role in structuring nearshore communities / Science. 1974. Vol. 1985. P. 1058—1060.

Gunnarsson K. Populations de *Laminaria hyperborea* et *Laminaria digitata* (Phéophycées) dans la baie de Breidifjördur, Island // Rit Fiskideildar. 1991. Vol. 12. P. 1—148.

Hatton H. Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux // Ann. Inst. Océanogr., Monaco. 1938. Vol. 17. P. 241—348.

Hoffmann A. J., Avila M., Santelices B. Interactions of nitrate and phosphate in the development of microscopic stages of *Lessonia nigrescens* Bory (*Phaeophyta*) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. P. 177—186.

Jones N. S., Kain J. M. Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus* / Helgoländer wiss. Meeresunters. 1967. Vol. 15. P. 460—466.

Kain J. M. Algal recolonization of some cleared subtidal areas // J. Ecol. 1975. Vol. 63. P. 739—765.

Kennelly S. J. An experimental approach to the study of factors affecting algal colonization in a sublittoral kelp forest // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. Vol. 68. P. 257—276.

Kennelly S. J. Ingibitions of kelp recruitment by turfing algae and concequences for an Australian kelp community // Там же. 1987a. Vol. 112. P. 49—60.

Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. I. Temporal effects / Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987b. Vol. 40. P. 145—153.

Kennelly S. J. Physical disturbances in an Australian kelp community. II. Effects on understorey species due to differences in kelp cover // Там же. 1987c. P. 155—165.

Kitching J. A. Studies in sublittoral ecology. III. *Laminaria* forest on the west coast of Scotland; a study of zonation in relation to wave action and illumination // Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. 1941. Vol. 80. P. 324—337.

Lee R. K. S. Development of marine benthic algal communities on Vancouver Island, British Columbia // The evolution of Canada's flora / Ed. by R. L. Taylor, R. A. Ludwig. Toronto, 1966. P. 100—120.

Leighton D. L., Jones L. G., North W. J. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in southern California // Int. Seaweed Symp. 5 / Ed. by E. Gordon Young, L. L. McLachlan. Halifax, 1966. P. 141—153.

Mann K. H. Destruction of the kelp-beds by sea urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradation? // Helgol. Wiss. Meeresunters. 1977. Vol. 30. P. 455—467.

Noro T., Masaki T., Akioka H. Sublittoral distribution and reproductive periodicity of crustose coralline algae (*Rhodophyta*, *Cryptonemiales*) in southern Hokkaido, Japan // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1983. Vol. 34. P. 1—10.

Ojeda P., Santelices B. Ecological dominance of *Lessonia nigrescens* (*Phaeophyta*) in central Chile // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. Vol. 19. P. 83—91.

Oshurkov V. V., Ivanjushina E. A. Effect of experimental harvesting on kelp regrowth and on the structure of the shallow-water communities of Bering Island (Commander Islands) // Asian Marine Biol. 1993. Vol. 10. P. 95—108.

Pace D. Kelp community development in Barkley Sound, British Columbia following sea urchin removal // Proc. Intern. Seaweed Symp. 1981. Vol. 8. P. 457—463.

Paine R. T., Vadas R. L. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations // Limnol. Oceanogr. 1969. Vol. 14. P. 710—809.

Pearse J. S., Hines A. H. Expansion of central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins // Mar. Biol. 1979. Vol. 51. P. 83—91.

Raju P. V., Venugopal R. Appearance and growth of *Sargassum plagiophyllum* (Mert.) C. Agardh on a fresh substrate // Bot. Mar. 1971. Vol. 14. P. 36—38.

Reed D. S., Foster M. S. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest // Ecology. 1984. Vol. 65. P. 937—948.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Illinois, Urbana, 1963. 360 p.

Sivertsen K. Cleared areas and re-growth of kelp following harvesting operations at Smøla, county of Møre og Romsdal // Fisken og Havet. 1991. Vol. 1. P. 1—44.

Smith B. D. Implications of population dynamics and interspecific competition for harvest management of the seaweed *Laminaria* // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. Vol. 33. P. 7—18.

Svendsen P. Noen observasjoner over taretraling og gjenvekst av stortate, *Laminaria hyperborea* // Fiskets Gang. 1972. Vol. 22. P. 448—460.

Северное отделение Полярного
научно-исследовательского института
морского рыбного хозяйства
и океанографии им. Н. М. Книповича
Архангельск

Получено 15 II 2000

SUMMARY

The process of formation of the laminarian phytocoenoses during colonization of the introduced stony substrate in the Solovetskiye islands area, the White Sea, has been studied. In 1993—1998 three experimental grounds at the 2, 5 and 10 m depths within the belt occupied by the Laminaria saccharina + L. digitata association were sampled. The non-laminarian community stage during the substrate colonization was not observed. Among the pioneering species, *L. saccharina* predominates at all depths. *Alaria esculenta* and *Saccorhiza dermatodea* can be subdominant. The both species completely or partly disappear from the phytocoenosis and *L. saccharina* remains the only dominant. The background species composition and the phytocoenosis structure are forming during the period of 2 to 4 years. *Laminaria digitata* appears only in 5 years. At the depth of 2 to 7 m, where the bidominant L. digitata + L. saccharina communities develop, the formation of the phytocoenosis includes three stages and lasts at least 10 years. At the depth of 8 to 10 m, where the monodominant *L. saccharina* community develops, the phytocoenosis is forming for 5 years. The colonization sequence in the case of a new substrate in the White Sea is determined by the life strategy and by the growth rate of the concurrent species and is similar to the vast majority of recolonization events which occur in the laminarian communities after catastrophic changes.

УДК 582.29:577.161

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

© Е. Р. Котлова

О ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАРОТИНОИДОВ В АДАПТАЦИИ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В УСЛОВИЯХ ЛИШАЙНИКОВОГО СИМБИОЗА

E. R. KOTLOVA. A POSSIBLE ROLE OF CAROTENOIDS IN GREEN ALGA AND *CYANOBACTERIA* ADAPTATION TO THE LICHEN SYMBIOSIS CONDITIONS

Исследован состав каротиноидов фотобионтов лишайников из рода *Peltigera*. Показано, что по составу основных каротиноидов симбиотические зеленые водоросли и цианобактерии не отличаются от свободноживущих представителей этих таксономических групп. Известно, что ключевую роль во взаимодействии партнеров в паразитической ассоциации, в том числе и лишайниковой, играют свободнорадикальные окислительные реакции, сопровождающиеся образованием активных кислородных метаболитов (АКМ). С использованием модельной системы ($FeSO_4$-аскорбат), генерирующей образование АКМ, изучены изменения в составе пигментов фотобионтов. Обнаружено, что у зеленой симбиотической водоросли *Coccomyxa* sp. $FeSO_4$-аскорбат вызывает накопление зеаксантина. У цианобактериального фотобионта *Nostoc* sp. состояние окислительного стресса сопряжено с увеличением содержания зеаксантина и кето-каротиноида кантаксантина. Дополнительный синтез этих соединений, известных своей антиокислительной активностью, возможно, является одной из адаптивных реакций лишайниковых фотобионтов к существованию в условиях симбиоза с паразитическим грибом.

Ключевые слова: каротиноиды, *Coccomyxa*, *Nostoc*, окислительный стресс, симбиоз, лишайники.

Лишайниковый симбиоз представляет собой достаточно стабильную ассоциацию гриба (микобионта), обычно аскомицета, и одного или нескольких фотосинтетических партнеров, обычно зеленых водорослей и/или цианобактерий. Согласно современным представлениям, подтвержденным многочисленными экспериментальными данными, природа лишайникового симбиоза — паразитическая (Голубкова, 1993; Ahmadjian, 1993). Показано, что в лишайнике пораженные грибом клетки фотобионта испытывают мощное давление паразита, что выражается в замедлении роста и даже гибели отдельных особей (Голлербах, Седова, 1974; Окснер, 1974). В то же время некоторые представители популяции фотобионта, непосредственно не контактирующие с грибом или испытывающие его влияние в меньшей степени, продолжают нормально развиваться. Более того, они имеют ряд преимуществ перед свободноживущими водорослями, поскольку защищены талломом лишайника от экстремальных воздействий окружающей среды. Такие отношения бионтов имеют много общего с взаимоотношениями партнеров в высокоорганизованной облигатной паразитарной системе, в которой патоген снижает жизнеспособность хозяина или даже провоцирует его гибель, но не снижает жизнеспособности всей популяции хозяина в целом. Подобные отношения организмов могли развиться в результате длительной коэволюции, когда у хозяина формировались и совершенствовались разнообразные защитные механизмы, а у паразита — способы уклонения от них. При этом предпочтительным свойством хозяина, гарантирующим стабильность симбиотической ассоциации, являлась высокая устойчивость к воздействию паразита (Астафьев, Петров, 1992).

В основе биохимического взаимодействия организмов в системе «хозяин—паразит» лежат свободнорадикальные окислительные реакции (Goodman, 1994; Mehdy, 1994). Эти реакции сопряжены с образованием цитотоксичных активных кислородных метаболитов (АКМ), таких как супероксидный анион (O_2^-), гидроксильный радикал ($HO^{\cdot}$), перекись водорода (H_2O_2) и т. д. Источником АКМ являются оба партнера. С одной стороны, АКМ образуются при восстановлении молекулярного кислорода ферментативными системами хозяина, обеспечивая его защитную реакцию (Schwacke, Hager, 1992; Vera-Estrella et al., 1992; Barceló, 1998, и др.). С другой — эти соединения являются побочными продуктами катаболизма многих грибных токсинов, регуляторов клеточной активности и других биологически активных веществ, продуцируемых патогеном (Hartman et al., 1988; Телитченко, Остроумов, 1990; Goodman, 1994).

Принимая во внимание паразитическую природу лишайников, необходимо признать, что условия, в которых существуют их фико- и цианобионты, заметно отличаются от условий жизни свободноживущих зеленых водорослей и цианобактерий. Неопределенно долгое существование лишайникового симбиоза, или, по выражению ряда авторов, «состояние длительного паразитизма грибного компонента» (Голлербах, Седова, 1974), свидетельствует о том, что пораженные грибом клетки водорослей не остаются пассивными. Вероятно, жизнеспособность фотобионтов лишайников обеспечивается наличием более совершенных систем защиты (в том числе систем детоксикации АКМ), обусловливающих эффективное сопротивление механическому и химическому воздействию гриба.

Согласно литературным данным, важной составляющей систем защиты в условиях патогенеза являются каротиноиды (Goodman, 1994). В ряде случаев инфицирование сопровождается окислительным разрушением каротиноидов и развитием хлороза — обесцвечивания зеленых тканей растения (Montalbini et al., 1978; Шевырева и др., 1981). Такая реакция на биогенный стресс характерна в основном для неустойчивых к данной инфекции видов. Напротив, в тканях резистентных растений отмечается активация синтеза каротиноидов (Baumgartnerova et al., 1998). Вероятно, синтез «дополнительных» каротиноидов связан с реализацией особых функций, которые выполняют эти соединения в ходе патогенеза. Действительно, было показано, что каротиноиды не только участвуют в поглощении света в качестве дополнительных пигментов, но и благодаря способности взаимодействовать с АКМ и органическими радикалами являются эффективными антиоксидантами (Burton, Ingold, 1984; Krinsky, 1989; Palozza, Krinsky, 1992). Кроме того, каротиноиды способны изменять физические характеристики клеточных структур. Некоторые из них снижают проницаемость мембран для ряда низкомолекулярных веществ, в том числе для АКМ, другие являются важными регуляторами гидрофобных свойств клеточной стенки (Davies, 1991; Tardy, Havaux, 1997). По мнению ряда авторов, защитная функция каротиноидов может быть связана и с их способностью к окислительной полимеризации до спорополленина — высокомолекулярного вещества, присутствующего в клеточных стенках фотобионтов и затрудняющего проникновение грибных гиф в глубь клетки (Вайнштейн, 1988; Ahmadjian, 1993).

Цель данной работы состояла в выявлении возможных адаптивных изменений в составе каротиноидов у лишайниковых фотобионтов в ответ на действие АКМ, образующихся в ходе развития симбиотической ассоциации. Поскольку состояние окислительного стресса, сопряженное с появлением АКМ и продуктов перекисного окисления ряда органических молекул, может быть зарегистрировано лишь на определенных этапах взаимодействия бионтов, мы индуцировали образование АКМ искусственно. Для этого талломы лишайника инкубировали в растворе окисляющего агента — $FeSO_4$-аскорбата. Подобный реагент используют при моделировании окислительного стресса в паразитарной системе (Rogers et al., 1988; Degousée et al., 1994). Механизм действия $FeSO_4$-аскорбата основан на способности двухвалентного железа Fe^{2+}, входящего в состав соли, быстро окисляться до Fe^{3+} с образованием супероксидного аниона O_2^-. В водной среде O_2^- претерпевает реакцию дисмутации до H_2O_2. Далее, при взаимодействии Fe^{2+} с H_2O_2 образуется $HO^{\cdot}$ (Slater, 1984; Halliwell, Gutteridge, 1990). Таким образом, добавление Fe^{2+} приводит к появлению АКМ, которые образуются в паразитарной системе. Функция аскорбиновой кислоты заключается в восстановлении Fe^{3+} до Fe^{2+}, что обеспечивает постоянный уровень АКМ в клетках лишайниковых бионтов.

Материал и методика

В качестве объектов исследования были использованы свежеизолированные зеленая одноклеточная водоросль *Coccomyxa* sp. (фотобионт лишайника *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.) и цианобактерия *Nostoc* sp. (фотобионт лишайника *P. canina* (L.) Willd.). Образцы лишайников были собраны в окрестностях пос. Солнечное (Ленинградская обл.) в 1998 и 1999 гг. Для биологических повторностей отбирали талломы *P. aphthosa* и *P. canina* из различных популяций, произрастающих в сходных экологических условиях.

Перед обработкой раствором окисляющего агента ($FeSO_4$-аскорбиновая кислота) проводили прединкубацию лишайников в небольшом объеме 0.06 М фосфатного буфера (pH 6.8), приготовленного на основе $Na_2HPO_42H_2O$ и KH_2PO_4 (20 мл на 3 г сухой массы лишайника) в чашках Петри в климатической камере при температуре 10 ± 1 °C и освещении 2000 лк с целью восстановления их физиологической активности. Затем с помощью фильтровальной бумаги из талломов удаляли излишки влаги. Буферный раствор в чашках Петри заменяли на тот же объем раствора окисляющего агента, содержащего 10 мМ $FeSO_4$ и 20 мМ аскорбиновой кислоты в соотношении 1 : 1 по объему (McKersie et al., 1990), который готовили непосредственно перед использованием на основе указанного выше фосфатного буфера. Чашки снова помещали в климатическую камеру. Время экспозиции 2 и 20 ч было подобрано экспериментально и в среднем соответствовало времени индукции АКМ в системе «хозяин—паразит» (Levine et al., 1994). Контрольный и опытные образцы находились в климатической камере во влажном состоянии и при постоянном освещении одно и тоже время — 24 ч (контрольный — 24 ч в буферном растворе; опытные — 22 ч в буферном растворе и 2 ч в растворе $FeSO_4$-аскорбата или 4 ч в буферном растворе и 20 ч в растворе $FeSO_4$-аскорбата). После инкубации сразу же проводили изоляцию фотобионтов.

Лишайниковые талломы измельчали, а затем растирали в ступке с небольшим количеством (20—30 мл) фосфатного буфера. Полученный гомогенат фильтровали через 2 слоя капрона, фильтрат отбирали, а остаток ресуспендировали в том же объеме буферного раствора и вновь гомогенизировали (операцию повторяли 3 раза). Объединенный фильтрат разделяли центрифугированием на градиенте плотности сахарозы по методу Вайнштейн (1988) с некоторыми модификациями. Ступенчатый градиент состоял из 30, 50 и 65 % растворов сахарозы (1 : 1 : 1 по объему), приготовленных на фосфатном буфере. После центрифугирования при скорости 1400 g в течение 10 мин шприцем отбирали фракции, обогащенные фотобионтом, которые оседали в интерфазе 30/50. Отобранные фракции отмывали от сахарозы в большом количестве буферного раствора путем центрифугирования (600 g, 10 мин). В ходе описанной процедуры из 3 г сухой массы *P. aphthosa* удавалось выделить 0.5—0.6 г сухой массы *Coccomyxa* sp., из такого же количества *Peltigera canina* — 0.3—0.4 г *Nostoc* sp.

Экстракцию пигментов из фракций, обогащенных водорослями или цианобактериями, проводили по единой методике, используя смесь метанола с ацетоном (1 : 3 по объему) (Корнюшенко, 1970). Для пигментного экстракта цианобактерий, содержащего кето-каротиноиды с высоким значением *Rf*, проводили дополнительную процедуру омыления 40 %-ным раствором KOH по методу Goodwin (1955) с модификациями (Layug et al., 1995). Введение этой дополнительной процедуры было продиктовано необходимостью удаления липидов и хлорофиллов, препятствующих хроматографическому разделению кето-каротиноидов.

Разделение каротиноидов зеленой водоросли *Coccomyxa* sp. проводили с помощью тонкослойной хроматографии в системе растворителей бензин—ацетон—хлороформ (10 : 10 : 8 по объему) (Корнюшенко, 1970). Разделение пигментов цианобактерии *Nostoc* sp. проводили методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии на пластинках со слоем микрофракционированного силикагеля, закрепленного золем кремневой кислоты (Беленький и др., 1984), в системе растворителей толуол—петролейный эфир—ацетон (20 : 5 : 4 по объему).

Идентификацию пигментов проводили с учетом спектров поглощения в нескольких растворителях, сравнения *Rf* и кохроматографирования с имеющимися стандартами.

Содержание каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом на приборе СФ-26 при длине волны, соответствующей максимуму поглощения данного вещества. Для расчета концентрации пигментов использовали следующие удельные коэффициенты поглощения ($\alpha_{уд}$): 220 для β-каротина в хлороформе; 248 для зеаксантина в этаноле (Goodwin, 1955); 258, 227, 225 для лютеина, неоксантина и виолаксантина в этаноле соответственно (Бажанова и др., 1964); 215.8 и 220 для эхиненона и кантаксантина в петролейном эфире (40—60 °C) (Hirschberg, Chamovitz, 1994).

О состоянии окислительного стресса судили по увеличению относительного содержания гидроперекисей в составе мембранных фосфолипидов. Уровень гидроперекисей оценивали по индексу Клейна (индекс окисленности) (Klein, 1970), который вычисляли как отношение поглощения образца при длине волны 233 нм к поглощению при 215 нм. Модификация метода применительно к лишайниковым фотобионтам заключалась в проведении дополнительной очистки липидных препаратов с использованием колоночной хроматографии (Кейтс, 1975) и двумерной высокоэффективной тонкослойной хроматографии (Бычек-Гущина и др., 1999). После разделения индивидуальных фосфолипидов зоны силикагеля, соответствующие этим липидным классам, объединяли, добавляли 3 мл метанола и оставляли для экстракции на 2 ч. За это время происходит полное элюирование липидов с силикагеля, который затем отделяли путем центрифугирования при 2000 g в течение 10 мин. Супернатант спектрофотометрировали в диапазоне 200—300 нм против метанола. Индекс окисленности вычисляли как отношение поглощения образца при длине волны 233 нм к поглощению при 215 нам (Klein, 1970).

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили по стандартным методикам (Зайцев, 1984). Количество независимых биологических повторностей (3—5) определялось достоверностью среднего значения. Полученные данные представлены в виде $M \pm mM$, где M — средняя арифметическая, mM — ошибка средней арифметической. Достоверность различий между результатами серий опытов оценивали по t-критерию Стьюдента при доверительном уровне $P_l = 95$ %.

Результаты и обсуждение

Из данных, представленных в табл. 1, видно, что симбиотическая зеленая водоросль *Coccomyxa* sp. содержит комплекс каротиноидов, характерных для свободноживущих представителей отдела *Chlorophyta* (Thompson, 1996). Среди них β-каротин, лютеин, неоксантин и компоненты виолаксантинового цикла — виолаксантин и зеаксантин. Лороксантин — специфический пигмент зеленых водорослей (Goodwin, Britton, 1988), а также кето-каротиноиды, такие как астаксантин, астацен, кантаксантин и эхиненон, присутствующие в клеточных стенках ряда представителей этой таксономической группы (Burczyk et al., 1981; Thompson, 1996), не были обнаружены нами во фракции *Coccomyxa* sp. Согласно J. Rikkinen (1995), отсутствие у лихенизированных зеленых водорослей экстратиллакоидных кето-каротиноидов, выполняющих в основном фотозащитную функцию, объясняется экранирующим эффектом грибных гиф, которые успешно защищают клетки фотобионта от избытка УФ-радиации. В то же время цианобионты лишайников, находящиеся в сходных экологических условиях, т. е. также окруженные грибными гифами, содержат кето-каротиноиды в больших количествах (Leisner et al., 1994). По нашему мнению, отсутствие этих соединений у водорослевых бионтов обусловлено специфическими особенностями данных видов зеленых водорослей, а не существованием в условиях симбиоза. Для убедительного ответа на этот вопрос необходимо провести сравнительный анализ одного и того же вида, известного как в свободном, так и в лихенизированном состоянии. Поскольку в настоящее время работы такого плана отсутствуют, утверждение J. Rikkinen кажется нам преждевременным.

Согласно данным, представленным в табл. 1, *Nostoc* sp., фотобионт *Peltigera canina*, содержит пигменты, типичные для цианобактерий (Hirschberg, Chamovitz, 1994), в том числе β-каротин, зеаксантин, а также кето-каротиноиды — эхиненон и кантаксантин. Основной каротиноид этой симбиотической цианобактерии — эхиненон — составляет 57 % от суммы идентифицированных нами каротиноидов, что согласуется с данными других исследователей, отмечавших высокое содержание этого пигмента в цианолишайниках из рода *Peltigera* (Leisner et al., 1994). Кроме того, во фракции *Nostoc* sp. присутствовали каротиноиды, обозначенные в таблице как X_1 и X_2, близкие по своим хроматографическим характеристикам зеаксантину, но обладающие большей полярностью (о полярности каротиноидов судили по величине *Rf*). Поскольку они содержались в незначительных количествах (около 3 % от суммы каротиноидов), нам не удалось получить отчетливые спектры поглощения этих пигментов для идентификации. Необходимо отметить, что в составе других лишайников, содержащих *Nostoc* sp. в качестве фотобионта, также были обнаружены неизвестные полярные каротиноиды, которые содержали 3 и 4 гидроксильные группы в составе молекулы (Leisner et al., 1994). По нашему мнению, этими соединениями

ТАБЛИЦА 1

Состав каротиноидов фотобионтов лишайников *Peltigera aphthosa* и *Peltigera canina*

Каротиноиды	Фотобионт	
	Coccomyxa sp.	*Nostoc* sp.
β-Каротин	+	+
Лютеин	+	–
Неоксантин	+	–
Виолаксантин	+	–
Зеаксантин	+	+
Эхиненон	–	+
Кантаксантин	–	+
X_1	–	+
X_2	–	+

Примечание. X_1, X_2 — неидентифицированные каротиноиды.

могут быть калоксантин (содержит 3 гидроксильные группы) и ностоксантин (4 гидроксильные группы), обнаруженные у свободноживущих видов рода *Nostoc* (Olie, Potts, 1986).

На втором этапе исследования для выяснения роли каротиноидов в адаптации фотобионтов к существованию в ассоциации с паразитическим грибом мы попытались искусственно создать в талломе лишайника условия окислительного стресса, сопровождающегося образованием АКМ, и характерного для паразитарной системы на определенных стадиях взаимодействия партнеров. Индуктором АКМ служил раствор $FeSO_4$ с аскорбиновой кислотой, в котором инкубировали талломы лишайников в течение 2 и 20 ч. Об имеющем место окислительном стрессе свидетельствовало увеличение степени окисленности мембранных фосфолипидов (табл. 2).

Из данных, представленных на рис. 1, видно, что в течение первых 2 ч воздействия окисляющего агента ($FeSO_4$-аскорбат) у *Coccomyxa* sp. увеличилось количество зеаксантина (151 % от контроля). В то же время в 2 раза понизилось содержание β-каротина и неоксантина, в 2.6 раза — виолаксантина, при этом количество пигментов во фракции лютеин + антераксантин достоверно не изменилось.

После 20 ч воздействия АКМ в клетках *Coccomyxa* sp. отмечена тенденция к восстановлению исходного содержания β-каротина и неоксантина. Количество зеаксантина продолжало увеличиваться и составило 258 % от контрольного значения, при этом соотношение пигментов виолаксантинового цикла — зеаксантин/виолаксантин достигло 2.4 (в контроле — 0.5).

ТАБЛИЦА 2

Влияние АКМ, индуцированных $FeSO_4$-аскорбатом, на изменение индекса окисленности фосфолипидов фотобионтов лишайников *Peltigera aphthosa* и *P. canina*

Объект	Время инкубации в растворе $FeSO_4$-аскорбата, ч		
	0 (контроль)	2	20
Coccomyxa sp.	0.43 ± 0.01	0.50 ± 0.01*	0.45 ± 0.01
Nostoc sp.	0.35 ± 0.01	0.41 ± 0.01*	0.51 ± 0.02*/**

Примечание. * — отличие от контроля достоверно, ** — различие между опытами достоверно.

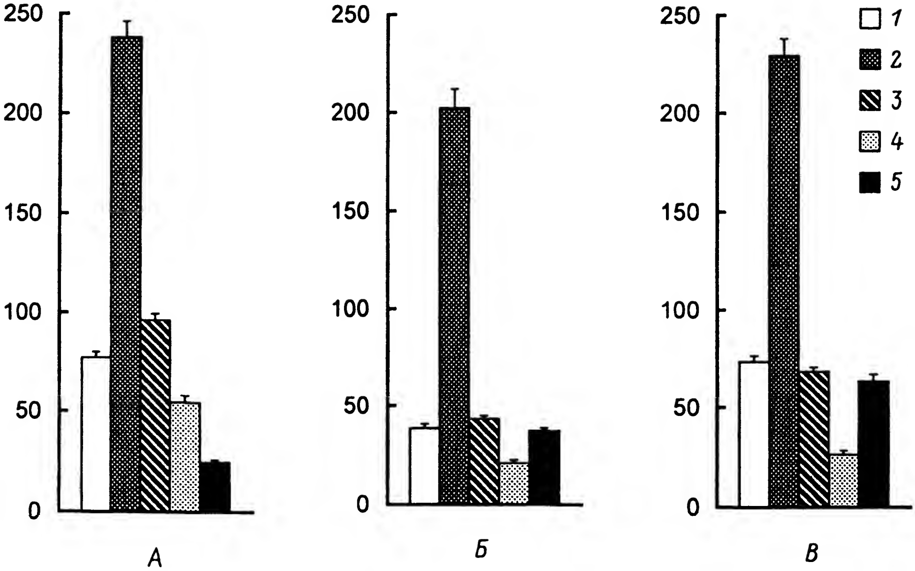


Рис. 1. Изменение содержания каротиноидов у *Coccomyxa* sp. — фотобионта *Peltigera aphthosa*, в ходе окислительного стресса, индуцированного $FeSO_4$-аскорбатом.

_А_ — контроль, _Б_ — 2 ч инкубации в растворе окислителя, _В_ — 20 ч инкубации; _1_ — β-каротин, _2_ — лютеин + антераксантин, _3_ — неоксантин, _4_ — виолаксантин, _5_ — зеаксантин. По оси ординат — содержание каротиноидов, мкг/г сухой массы.

Увеличение содержания зеаксантина может свидетельствовать о превышении скорости прямой реакции цикла (виолаксантин → антераксантин → зеаксантин), катализируемой дезэпоксидазой, над обратной (зеаксантин → антераксантин → виолаксантин), осуществляющейся при участии эпоксидазы (Маслова и др., 1996). Подобная картина наблюдается у фотосинтезирующих организмов, находящихся в условиях избыточного освещения, когда поглощение световой энергии хлорофиллом превышает ее использование при электронном транспорте в фотосистеме I (Demmig-Adams et al., 1990; Schubert et al., 1994). В этом случае резко возрастает поток электронов в реакции Мелера, в ходе которой прошедшие через фотосистему II электроны восстанавливают O_2 до O_2^- с последующим образованием H_2O_2 (Neubauer, Yamamoto, 1992; Navari-Izzo et al., 1996; Самуилов и др., 1999). Таким образом, неспецифический ответ (накопление зеаксантина) на действие $FeSO_4$-аскорбата и на избыточный свет вполне закономерен и объясняется тем, что в основе стрессового воздействия этих 2 факторов лежит образование АКМ (Elstner, 1982; Мерзляк, 1989; Зенков, Меньщикова, 1993; Navari-Izzo et al., 1996). Необходимо отметить, что аналогичная реакция, выражающаяся в накоплении зеаксантина, наблюдается и при действии других стрессовых факторов, таких как водный дефицит, засоление, низкие и высокие температуры и др. (Маслова и др., 1996). Так, например, увеличение суммарного пула компонентов виолаксантинового цикла (в том числе зеаксантина) было зарегистрировано у лишайника *Parmelia quercina*, собранного в загрязненном районе, причем экзогенное введение аскорбата, выступающего в качестве катализатора в реакциях образования АКМ, резко усиливало аккумуляцию этих пигментов (Calatayud et al., 1999). Полагают, что защитная функция виолаксантинового цикла во всех перечисленных случаях связана с обеспечением мембранных структур «дополнительным» зеаксантином, обладающим чрезвычайно высокой антиокислительной активностью и способным защищать хлорофиллы и мембранные липиды от окислительной деградации (Mortensen, Skibsted, 1997; Götz et al., 1999). При этом зеаксантин, вступивший в реакцию с АКМ, не подвергается окислительному распаду, а в ходе двухстадийной неферментативной реакции преобразуется в виолаксантин

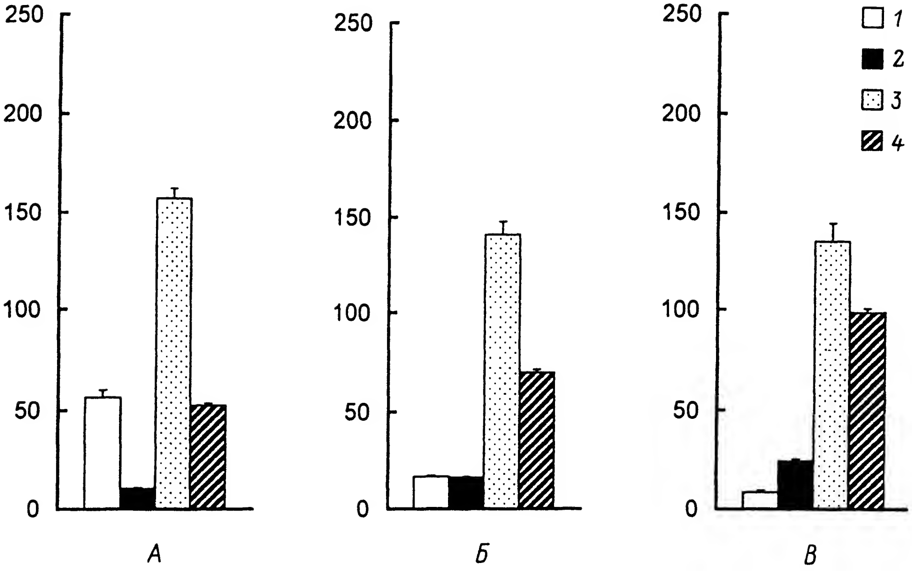


Рис. 2. Изменение содержания каротиноидов у *Nostoc* sp. — фотобионта *Peltigera canina*, в ходе окислительного стресса, индуцированного $FeSO_4$-аскорбатом.

1 — β-каротин, *2* — зеаксантин, *3* — эхиненон, *4* — кантаксантин. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

(Schubert et al., 1994). Таким образом, виолаксантиновый цикл, в норме представляющий собой совокупность ферментативных реакций эпоксидации и деэпоксидации, в условиях окислительного стресса может функционировать в несколько видоизмененной форме: чередование ферментативных и неферментативных процессов. Однако количество «оборотов» цикла с участием неферментативных реакций, в которых зеаксантин реагирует с АКМ, не безгранично. По предположению N. Krinsky (1971), после примерно 1000 подобных реакций наступает необратимое разрушение зеаксантина. Вероятно, наблюдаемое после 2-часового воздействия $FeSO_4$-аскорбата у *Coccomyxa* sp. снижение суммарного уровня компонентов виолаксантинового цикла является следствием этого процесса. Необходимо отметить, что зеаксантин образуется не только в результате деэпоксидации виолаксантина. Второй путь образования этого соединения — прямое гидроксилирование β-каротина. Было показано, что в условиях избыточного освещения индукция синтеза зеаксантина непосредственно через β-каротин резко увеличивается (Depka et al., 1998). Возможно, подобная реакция имеет место и в случае индуцированного окисления у *Coccomyxa* sp.

На основании результатов, полученных нами в предыдущих исследованиях (Котлова, Бычек-Гущина, 1998; Бычек-Гущина и др., 1999), где была продемонстрирована относительная устойчивость мембранных липидов *Peltigera aphthosa* и его фотобионта *Coccomyxa* sp. к действию продуцирующих АКМ окислителей, было сделано предположение, что эта симбиотическая водоросль обладает эффективными системами детоксикации АКМ. Накопление зеаксантина можно расценивать как важную составляющую таких систем.

В отличие от зеленых водорослей в клетках *Nostoc* sp. общее содержание каротиноидов на протяжении всего эксперимента оставалось постоянным. При этом наблюдались значительные изменения в содержании индивидуальных каротиноидов (рис. 2). Так, концентрация β-каротина к 2 ч воздействия АКМ составила 30 % от первоначальной, а к 20 ч — всего 15 %. Резкое падение уровня β-каротина может быть связано с его дальнейшими превращениями при участии гидроксилаз, катализирующих образование зеаксантина, и кетолаз, ответственных за образование кетокаротиноидов. В работах последних лет было показано, что эти ферменты играют важную роль в метаболизме каротиноидов у цианобактерий (Depka et al., 1998; Lagarde, Vermaas, 1999). Действительно, редукция β-каротина в клетках *Nostoc* sp. сопровождалась увеличением содержания зеаксантина (на 54 и 130 % при 2- и 20-часовом воздействии соответственно) и кантаксантина — соединения, содержащего 2 кето-группы в составе молекулы (на 33 и 88 % при 2- и 20-часовом воздействии соответственно), при этом количество эхиненона (с одной кето-группой) достоверно не изменилось. Интересно, что сходные результаты были получены при изучении действия сезонных изменений интенсивности света на состав каротиноидов у цианолишайников (Leisner et al., 1994). Было показано, что количество кантаксантина у образцов, собранных в период с максимальной интенсивностью света, в 6 раз превышает количество этого пигмента по сравнению с образцами, собранными при недостатке освещения. При этом, как и в нашем исследовании, была обнаружена обратная корреляция между содержанием кантаксантина и β-каротина. Согласно литературным данным, индукция синтеза кето-каротиноидов при действии УФ-радиации имеет место и у свободноживущих цианобактерий, в том числе из рода *Nostoc* (Ehling-Schulz et al., 1997).

Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют сделать следующие выводы: 1) по составу основных каротиноидов лихенизированные зеленые водоросли и цианобактерии не отличаются от свободноживущих представителей этих таксономических групп, при этом в составе минорных каротиноидов некоторые различия могут иметь место; 2) обнаруженные нами изменения в составе каротиноидов в ответ на окислительный стресс (его могут вызывать различные биологически активные соединения, выделяемые микобионтом) аналогичны изменениям, которые были отмечены другими авторами при воздействии на лишайники избыточного освещения, что свидетельствует о сходном механизме действия этих факторов на процессы метаболизма каротиноидов у лишайников; 3) окислительный стресс вызывает накопление зеаксантина у зеленой симбиотической водоросли *Coccomyxa* sp. и зеаксантина с кантаксантином у цианобактериального фотобионта *Nostoc* sp. Возможно, дополнительный синтез этих соединений, известных своей высокой антиокислительной активностью, является одной из адаптивных реакций лишайниковых фотобионтов, позволяющих им сохранять жизнеспособность в ассоциации с паразитическим грибом.

Автор выражает глубокую признательность сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Т. Г. Масловой за ценные советы при выполнении работы и обсуждении рукописи.

Работа выполнена при поддержке гранта INTAS № 30778.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астафьев Б. А., Петров О. Е. Эволюционно-генетическая теория паразитизма // Успехи соврем. биол. 1992. Т. 112. Вып. 2. С. 163—175.

Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А. и др. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л., 1964. 122 с.

Беленький Б. Г., Ганкина Э. С., Литвинова Л. С. и др. Применение пластинок со слоем микрофракционированного силикагеля, закрепленного золем кремневой кислоты, для анализа липидов // Биоорганическая химия. 1984. Т. 10. № 2. С. 244—250.

Бычек-Гущина И. А., Котлова Е. Р., Хейпиепер Х. Влияние сернистого ангидрида на липидный и жирнокислотный состав лишайников // Биохимия. 1999. Т. 64. Вып. 1. С. 76—82.

Вайнштейн Е. А. Лишайниковый симбиоз и физиолого-биохимическая регуляция взаимоотношений грибного и водорослевого компонентов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 45 с.

Голлербах М. М., Седова Т. В. Симбиоз у водорослей // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1359—1374.

Голубкова Н. С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // Новости сист. низш. раст. 1993. Т. 28. С. 84—104.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Зенков Н. К., Меньщикова Е. Б. Активированные кислородные метаболиты в биологических системах // Успехи соврем. биол. 1993. Т. 113. Вып. 3. С. 286—296.

Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов. М., 1975. 322 с.

Корнюшенко Г. А. Исследование гетерогенности виолаксантина с помощью «физиологической метки»: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 20 с.

Котлова Е. Р., Бычек-Гущина И. А. Жирные кислоты фосфолипидов лишайниковых симбионтов в норме и в условиях действия стресса // Тез. докл. на II(X) Делегат. съезде РБО.СПб., 1998. Т. 2. С. 68—69.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Корнюшенко Г. А., Королева О. Я. Развитие представлений о функциях виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 437—449.

Мерзляк М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техн. Сер. физиол. раст. 1989. Т. 6. С. 5—167.

Окснер А. Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Л., 1974. Вып. 2. С. 1—284.

Самуилов В. Д., Безряднов Д. В., Гусев М. В. и др. H_2O_2 ингибирует рост цианобактерий // Биохимия. 1999. Т. 64. Вып. 1. С. 60—67.

Телитченко М. М., Остроумов С. А. Введение в проблемы биохимической экологии: Биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды. М., 1990. 288 с.

Шевырева В. В., Мерзляк М. Н., Воронков Л. А. Перекисное окисление липидов в листьях и хлоропластах хлопчатника при хлорозе, вызванном *Verticillium dahliae* Kleb. // Прикл. биохим. и микробиол. 1981. Т. 17. № 1. С. 52—59.

Ahmadjian V. The lichen symbiosis. New York, 1993. 250 p.

Barceló A. R. The generation of H_2O_2 in the xylem of *Zinnia elegans* is mediated by an NADPH-oxidase-like enzyme // Planta. 1998. Vol. 207. N 2. P. 207—216.

Baumgartnerova H., Slovakova L., Petrusova N. Relationship between concentration of plum pox virus and content of pigments in virus-infected symptomatic apricot leaves // Acta Virol. 1998. Vol. 42. N 4. P. 216—218.

Burczyk J., Szkawran H., Zontek I., Czygan F.-C. Carotenoids in the outer cell-wall layer of *Scenedesmus* (*Chlorophyceae*) // Planta. 1981. Vol. 151. N 3. P. 247—250.

Burton G. W., Ingold K. U. β-Carotene: an unusual type of lipid antioxidant // Sci. 1984. Vol. 224. N 4649. P. 569—573.

Calatayud A., Deltoro V. I., Abadia A. Effects of ascorbate feeding on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle components in the lichen *Parmelia quercina* (Willd.) Vainio exposed to atmospheric pollutans // Physiol. Pl. 1999. Vol. 105. N 4. P. 679—684.

Davies B. H. Carotenoid metabolism as a preparation for function // Pure Appl. Chem. 1991. Vol. 63. N 1. P. 131—140.

Degouse N., Triantaphylidus C., Montillet J.-L. Involvement of oxidative processes in the signalling mechanisms leading to the activation of glyceollin synthesis in soybean (*Glycine max*) // Pl. Physiol. (Lancaster) 1994. Vol. 104. N 3. P. 945—952.

Demmig-Adams B., Adams III W. W., Green T. G. A. Differences in the susceptibility to light stress in two lichens forming a phycosymbiodeme, one partner possessing and one lacking the xanthophyll cycle // Oecologia. 1990. Vol. 84. P. 451—456.

Depka B., Jahns P., Trebst A. β-Carotene to zeaxanthin conversion in the rapid turnover of the D1 protein of photosystem II // Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett. 1998. Vol. 424. N 3. P. 267—270.

Ehling-Schulz M., Bilger W., Scherer S. UV-B-induced synthesis of photoprotective pigments and extracellular polysaccharides in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* // J. Bacteriol. 1997. Vol. 179. N 6. P. 1940—1945.

Elstner E. F. Oxygen activation and oxygen toxicity // Annul Rev. Pl. Physiol. 1982. Vol. 33. P. 73—96.

Goodman B. A. The involvement of oxygen-derived free radicals in plant-pathogen interactions / Oxygen and environmental stress in plants. Ed. by R. M. M. Crawford, G. A. F. Hendry, B. A. Goodman // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Section B (Biol. Sci.). 1994. Vol. 102. P. 479—493.

Goodwin T. W. Carotenoids // Modern methods of plant analysis / Ed. by K. Paech, M. V. Tracey. Berlin etc., 1955. Vol. 3. P. 272—311.

Goodwin T. W., Britton G. Distribution and analysis of carotenoids // Plant pigments / Ed. by T. W. Goodwin. London etc., 1988. P. 61—132.

Gölz T., Windhovel U., Boger P., Sandmann G. Protection of photosynthesis against ultraviolet-B radiation by carotenoids in transformans of the cyanobacterium *Synechococcus* PCC 7942 // Pl. Physiol. (Lancaster). 1999. Vol. 120. P. 599—604.

Halliwell B., Gutteridge J. M. C. Role of free radicals and catalytic metal ions in human disease: an overview // Methods in enzymology. Vol. 186. Oxygen radicals in biological systems / Ed. by L. Packer, A. N. Glazer. Pt B: Oxygen radicals and antioxidants. San Diego etc., 1990. P. 1—85.

Hartman P. E., Dixon W. J., Dahl T. A., Daub M. E. Multiple modes of photodynamic action of cercosporin // Photochem. Photobiol. 1988. Vol. 47. N 5. P. 699—703.

Hirschberg J., Chamovitz D. Carotenoids in cyanobacteria // The molecular biology of cyanobacteria / Ed. by D. A. Bryant, the Netherlands, 1994. P. 559—579.

Klein R. A. The detection of oxidation in liposome preparations // Biochim. Biophys. Acta. 1970. Vol. 210. P. 486—489.

Krinsky N. I. Function // Carotenoids / Ed. by O. Isler. Basel, 1971. P. 669—716.

Krinsky N. I. Antioxidant functions of carotenoids // Free Rad. Biol. Med. 1989. Vol. 7. P. 617—635.

Lagarde D., Vermaas W. The zeaxanthin biosynthesis enzyme β-carotene hydroxylase is involved in myxoxanthophyll synthesis in *Synechocystis* sp. PCC 6803 // Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett. 1999. Vol. 454. N 3. P. 247—251.

Layug D. V., Ohshima M., Yokota H.-O. Carotenoid and cholesterol contents of quail eggs under feeding of alfalfa leaf protein concentrate // Anim. Sci. Technol. (Japan). 1995. Vol. 66. N 2. P. 105—113.

Leisner J. M. R., Bilger W., Czygan F.-C., Lange O. L. Light exposure and the composition of lipophilous carotenoids in cyanobacterial lichens // J. Pl. Physiol. 1994. Vol. 143. P. 514—519.

Levine A., Tenhaken R., Dixon R., Lamb C. H_2O_2 from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response // Cell. 1994. Vol. 79. N 4. P. 583—593.

McKersie B. D., Hoekstra F. A., Krieg L. C. Differences in the susceptibility of plant membrane lipids to peroxidation // Biochim. Biophys. Acta. 1990. Vol. 1030. N 1. P. 119—126.

Mehdy M. C. Active oxygen species in plant defence against pathogens // Pl. Physiol. (Lancaster) 1994. Vol. 105. N 2. P. 467—472.

Montalbini P., Koch F., Burba M., Elstner E. F. Increase in lipid-dependent carotene destruction as compared to ethylene formation of sugar beet (*Beta vulgaris*) following infection with beet yellow virus and beet mild yellowing virus // Physiol. Pl. Pathol. 1978. Vol. 12. N 2. P. 211—223.

Mortensen A., Skibsted L. H. Relative stability of carotenoid radical cations and homologue tocopheroxyl radicals. A real time kinetic stydy of antioxidant hierarchy // Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett. 1997. Vol. 417. N 3. P. 261—266.

Navari-Izzo F., Quartacci M. F., Sgherri C. M. L. Superoxide generation in relation to dehydratation and rehydratation // Biochem. Soc. Trans. 1996. Vol. 24. N 2. P. 447—451.

Neubauer C., Yamamoto H. Y. Mehler-peroxidase reaction mediates zeaxanthin formation and zeaxanthin-related fluorescence quenching in intact chloroplasts // Pl. Physiol. (Lancaster). 1992. Vol. 99. N 4. P. 1354—1361.

Olie J., Potts M. Purification and biochemical analysis of the cytoplasmic membrane from the desiccation-tolerant cyanobacterium *Nostoc commune* UTEX 584 // Appl. Environm. Microbiol. 1986. Vol. 52. P. 706—710.

Palozza P., Krinsky N. I. Antioxidant effect of carotenoids *in vivo* and *in vitro*: an overview // Methods in enzymology. Vol. 213. Carotenoids / Ed. by L. Packer. Pt A: Chemistry, separation, quantitation, and antioxidation. San Diego etc., 1992. P. 403—420.

Rikkinen J. What's behing the pretty colours? A study on the photobiology of lichens // Bryobrothera. 1995. Vol. 4. P. 1—239.

Rogers K. R., Albert F., Anderson A. J. Lipid peroxidation is a consequence of elicitor activity // Pl. Physiol. (Lancaster) 1988. Vol. 86. N 2. P. 547—553.

Schubert H., Kroon B. M. A., Matthijs H. C. P. In vivo manipulation of the xanthophyll cycle and the role of zeaxanthin in the protection against photodamage in the green alga *Chlorella pyrenoidosa* // J. Biol. Chem. 1994. Vol. 269. N 10. P. 7267—7272.

Schwacke R., Hager A. Fungal elicitors induce a transient release of active oxygen species from cultured spruce cells that is dependent on Ca^{2+} and protein-kinase activity // Planta. 1992. Vol. 187. N 2. P. 136—141.

Slater T. F. Overview of methods used for detecting lipid peroxidation // Methods in enzymology. Vol. 105. Oxygen radicals in biological systems / Ed. by L. Packer. San Diego etc., 1984. P. 283—293.

Tardy F., Havaux M. Thylakoid membrane fluidity and thermostability during the operation of the xanthophyll cycle in higher-plant chloroplast // Biochim. Biophys. Acta. 1997. Vol. 1330. N 2. P. 179—193.

Thompson G. A. Lipids and membrane function in green algae // Biochim. Biophys. Acta. 1996. Vol. 1302. N 1. P. 17—45.

Vera-Estrella R., Blumwald E., Higgins V. J. Effect of specific elicitors of *Cladosporium fulvum* on tomato suspension cells. Evidence for the involvement of active oxygen species // Pl. Physiol. (Lancaster) 1992. Vol. 99. N 3. P. 1208—1215.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 II 2000

SUMMARY

The carotenoids of photobionts from two species of lichen genus *Peltigera* was investigated. No difference in carotenoid composition between symbiotic and free living green alga and cyanobacteria was found. Changes in photobiont pigment contents under the oxidative stress were studied using a model system ($FeSO_4$-ascorbate) producing active oxygen species. $FeSO_4$-ascorbate increased zeaxanthin amount in the symbiotic green algae *Coccomyxa* sp. and gave rise to zeaxanthin and canthaxanthin accumulation in the symbiotic cyanobacterium *Nostoc* sp. The additional synthesis of antioxidative active carotenoids seems to be one of the adaptive reactions of photobiont to interaction with parasitic fungus occuring in lichen association.

ТОМ 85 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2000, № 9

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561

© А. Б. Доуэльд

NOVIKOCARPUS (*PACHYTESTOPSIDA*) И *ADENOPTERYGIUM* (*PELTASPERMOPSIDA*) — НОВЫЕ РОДОВЫЕ НАЗВАНИЯ ДЛЯ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

A. B. DOWELD. *NOVIKOCARPUS* (*PACHYTESTOPSIDA*) AND *ADENOPTERYGIUM* (*PELTASPERMOPSIDA*) — TWO NEW GENERIC NAMES FOR FOSSIL PLANTS

Предложены законные названия для 2 родов ископаемых растений.

Ключевые слова: nomen novum, номенклатура, ископаемые растения, птеридосперма, вайя, семя.

В ходе таксономических исследований родов ископаемых растений территории России и некоторых сопредельных государств была выявлена необходимость замены двух незаконных названий.

1. Родовое название *Tetragonocarpus* E. O. Novik (Новик, 1951), установленное для ископаемых «тригонокарповых» семян из нижнекаменноугольных отложений Донецкого бассейна Украины, является незаконным как более поздний омоним родового названия *Tetragonocarpus* Hasskarl (1857), введенного в свое время для некоторых цветковых растений сем. *Asclepiadaceae*. В этой связи, согласно современному кодексу ботанической номенклатуры (Международный..., 1996), незаконное родовое название, предложенное для ископаемых семян, следует заменить. Предлагается новое заменяющее родовое название *Novikocarpus*, данное в честь Е. О. Новик — первооткрывателя этого типа ископаемых семян из Донбасса.

Novikocarpus Doweld nom. nov. — *Tetragonocarpus* E. O. Novik, 1951, Тр. Инст. геол. наук АН УССР, сер. страт. палеонтол. 4 : 41, non Hasskarl, 1857, Flora, 40, 7 : 99.
Тип: *Novikocarpus palibinii* (E. O. Novik) Doweld.

Novikocarpus palibinii (E. O. Novik) Doweld comb. nov. — *Tetragonocarpus palibinii* E. O. Novik, 1951, Тр. Инст. геол. наук АН УССР, сер. страт. палеонтол. 4 : 41, табл. 4, фиг. 4.

Голотип: Украина, Донецкий бассейн, Макеевский (= Сталинский) р-н, № 269; нижний карбон (Геол. муз. НАН Украины).

Монотипный род.

2. Родовое название *Adenopteris* Salmenova (Сальменова, 1980), установленное для ископаемых вай из нижнепермских отложений Северного Прибалхашья (Казахстан), является недействительно обнародованным родовым названием. К. З. Сальменова предложила его вместо ранее установленного позднего омонима *Marginopteris* Salmenova (Сальменова, 1978) non W. Gothan (1941). Однако при этом не были выполнены все требования Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН) (Международный..., 1996), регламентирующие введение подобных замен, в частности: 1) не приведена требуемая полная и прямая ссылка на источник действительного обнародования заменяемого незаконного названия *Marginopteris* Salmenova с указанием страницы (МКБН, ст. 33.2), 2) ясно не связан видовой эпитет с названием рода (МКБН, ст. 33.1). Эти нарушения МКБН указывают на недействительность

родового названия *Adenopteris* Salmenova. В этой связи предлагается новое заменяющее родовое название.

Adenopterygium Doweld nom. nov. — *Adenopteris* Salmenova, 1980, Палеонтол. журн. 3 : 126, nom. invalid. — *Marginopteris* Salmenova, 1978, Палеонтол. журн. 4 : 124, non W. Gothan, 1941.
Тип: *Adenopterygium kasachstanicum* (Salmenova) Doweld.

Adenopterygium kasachstanicum (Salmenova) Doweld comb. nov. — *Marginopteris kasachstanicus* Salmenova, 1978, Палеонтол. журн. 4 : 124, табл. 12, фиг. 1—3.
Голотип: Казахстан, Северное Прибалхашье, р. Аягуз, № 844/4414; нижняя пермь (Южно-Казахское территориальное геологическое управление).
Монотипный род.

Исследование выполнено в рамках проекта «Ископаемые растения России» по грантам № 3405-99 и 3412-99.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.
Новик Е. О. Кордаиты и семена каменноугольных отложений Донецкого бассейна // Тр. Ин-та геол. наук АН УССР. Сер. страт. палеонтол. 1951. № 4. С. 1—49.
Сальменова К. З. Пермская флора Северного Прибалхашья // Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 122—128.
Сальменова К. З. О замене преоккупированного родового названия *Marginopteris* // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 126.
Gothan W. Die Steinkohlenflora der westlichen paralischen Steinkohlenriviere Deutschlands // Abh. Reichsstel. Bodenforsch. 1941. Ser. 2. H. 196. S. 1—94.
Hasskarl J. C. Plantarum nonnullarum Javanicarum e familiis Asclepiadearum et Apocynearum adumbrationes // Flora. 1857. Jahrg. 40. N 7. S. 97—106.

Национальный институт карпологии
(Гертнеровский институт)
Москва
NICAR@AHA.ru

Получено 17 VIII 1999

УДК 582.951.6 (470.5)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

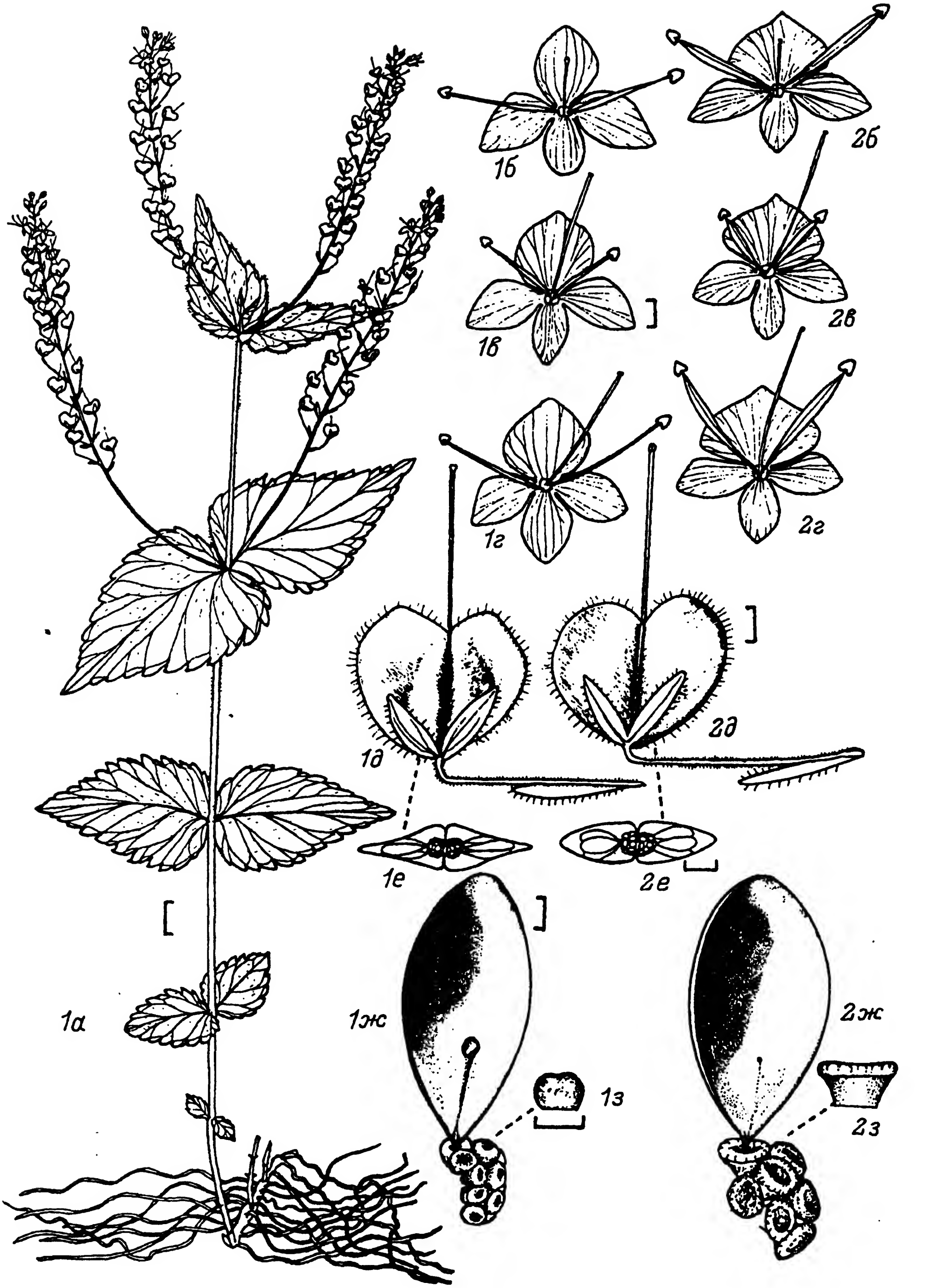
© М. С. Князев

НОВЫЙ ВИД РОДА *VERONICA* (*SCROPHULARIACEAE*)

M. S. KNJASEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *VERONICA* (*SCROPHULARIACEAE*)

Приведено описание нового вида рода *Veronica uralensis* (секция *Chamaedrys*) из Среднего Предуралья.
Ключевые слова: *Veronica*, новый вид, Урал, Восточная Сибирь, *Scrophulariaceae*.

Монограф рода *Veronica* L. А. Г. Борисова (1955) обращала внимание на своеобразие вероники крапиволистной *V. urticifolia* Jack. (*V. maxima* auct.) из предуральского фрагмента ареала. По ее мнению, образцы из этого района отличаются от *V. urticifolia* s. str. из Средней Европы яйцевидными (а не округло-яйцевидными) семенами, более короткими тычинками и могли бы рассматриваться как особая разновидность. Проведенное нами сравнение материала по данному виду, имеющегося в ряде коллекций (LE, MW, MHA, SVER, PERM), показало идентичность образцов из Предуралья и Восточной Сибири и их четкое отличие от среднеевропейских образцов *V. urticifolia* s. str. Признаки, предложенные Борисовой (1955), в большин-



Veronica uralensis (*1*) и *V. urticifolia* s. str. (2).

1а — общий вид; *1б—г*, *2б—г* — различные варианты строения цветка; *1д*, *2д* — коробочка с чашечкой, цветоножка и прицветник; *1е*, *2е* — коробочка в поперечном разрезе; *1ж*, *2ж* — семя и фрагмент плаценты; *1з*, *2з* — отдельный бугорок плаценты. Масштабная линейка: *1а* — 1 см; *1б—е*, *2б—е* — 1 мм; *1ж,з* и *2ж,з* — 0.1 мм.

стве случаев позволяют отличать западную и восточную расы, хотя иногда у среднеевропейских растений отмечаются короткие тычинки (см. рисунок, *2в*), а у предуральских — длинные (см. рисунок, *1б, г*); форма и размеры семян в некоторых случаях почти идентичны (см. рисунок, *1ж*, *2ж*). В то же время нами были найдены признаки, по которым эти расы различаются вполне надежно. По нашему мнению, восточную расу (растения из Предуралья и Восточной Сибири) целесообразно выделить как особый вид, отличный от среднеевропейского *V. urticifolia* s. str. Ниже дается описание нового вида.

Veronica uralensis Knjasev sp. nov. — *V. urticifolia* auct. non Jacq.: Крылов, 1939, Фл. Зап. Сиб. 10:2460 (№ 2236); Еленевский, 1981, Фл. европ. части СССР, 5:248, p. p. (quoad pl. uralenses). — *V. maxima* auct. non Mill.: Boriss. 1955, Флора СССР, 22:456, p. p. quoad var. *uralensis* (Boriss. 1955, 1. c.:459, descr. ross.). — Вероника уральская.

Perennis; rhizoma lignosum, repens, sat breve; radices tenues, numerosae; caules pauci vel solitarii, erecti, inferne subglabri, superne breviter pilosi, 25—55 cm alt. Folia decussata, in jugis 6—10 (dejectis inclusis), subsessilia, inferiora rotundato-ovata minuta, media (maxime evoluta) ovata, late ovata, basi truncata vel subcordata, 4—7 (8) cm lg., 2.5—6.0 cm lt., apice ± acuminata, margine grosse serrato-dentata. Racemi in axillis folirum superiorum, in jugis 1—4, laxi, 10—30-flori; pedicelli 5—6 mm lg., sub angulo 45—60° reflexi, apice geniculati. Calyx quadrifidus laciniis ad 2.5 mm lg., 1 mm lt., lanceolatis, apice acutiusculis, margine sparse ciliatis, basi ad 1/6 connatis. Corolla pallide rosea, rotata quadrifida, 5—7 mm diam., lobo superiore majore ovoideo-rhomboideo 2.0—3.5 mm lg., 2—3 mm lt. (longiore quam lato), lobo inferiore minore oblongo-ovato bis lanceolato 1.5—2.0 mm lg., ad 1 mm lt., lobis lateralibus oblique ovatis 2.3 (3.5) mm lg., 1.0—1.5 mm lt. Stamina corolla longiora, breviora, antheris cordatis, filamentis filiformibus 2.5—4.0 mm lg., plerumque basi dilatatis ca. 0.1—0.2 mm lt. Stylus filiformis, 3—5 mm lg. Capsula orbiculari-cordata, applanata (transverse secta fusoidea), basi rotundata, apice emarginata, lobis angulato-arcuatis, sub angulo obtuso divergentibus, pilis imprimis margine sparsis vestita. Placenta sessilis marginalis, minute tuberculata, tuberculis semiglobosis, ca. 0.1—0.2 mm diam. Semina sulfurea, obovata, ca. 1 mm lg., 0.5—0.6 mm lt., tenuissime punctata, in pagina concava in tertia inferiore umbilico annulato ca. 1 mm diam. disposito. Fl. VI—VIII. (Figure, *1а—з*).

Typus: «Ural Medius, Zavod Kisel, statio viae ferreae Polovinka, 30 VIII 1939, K. Igoschina» (holo — LE, iso — SVER).

Affinitas. A specie proxima *Veronica urticifolia* Jacq. lobo corollae superiore ovoideo-rhomboideo, longiore quam lato (nec late ovoideo latiore quam longo); filamentis filiformibus, plerumque basi dilatatis ca. 0.1—0.2 mm (figure, *1б—в*) (nec in tertia parte superiore ± dilatatis anguste taeniatissque 0.3—0.4 mm lt., figure, *2б—в*); capsulis centro convexis, margine complanatis, transverse sectis (figure, *1е*) fusoideis (nec lentiformisbus, figure, *2е*); capsulae lobis (figure, *1д*) angulato-arcuatis, sub angulo obtuso divergentibus (nec arcuatis sub angulo acuto divergentibus, figure, *2д*); placenta minute tuberculata, tuberculis (figure, *1з*) semiglobosis, ca. 0.1—0.2 mm diam. (nec magnituberculata, tuberculis truncato-fungiformis, ca. 0.3 mm diam., figure, *2з*), insuper seminibus (figure, *1ж*) umbilico annulato (nec umbilico nullo vel punctiforme, figure, *2ж*) differt.

Area geographica. In campis et praemontiis Ural. Medii nec non in Siberia Orientalis (prope Nerczinsk).

Многолетник; корневище деревянистое, ползучее, довольно короткое; корни тонкие, многочисленные; стебли одиночные или немногочисленные, прямые, внизу почти голые, вверху коротко опушенные, 25—55 см выс. Листья перекрестно-супротивные в числе 6—10 пар (считая опавшие), почти сидячие, нижние — мелкие, округло-яйцевидные; средние (наиболее развитые) — яйцевидные или широкояйцевидные, при основании усеченные или слегка сердцевидные, 4—7 (8) см дл., 2.5—6 см шир., на верхушке более или менее оттянуто заостренные, по краю крупно пильчато-зубчатые. Кисти в пазухах верхних листьев, в числе 1—4 пар, рыхлые, 10—30-цветковые; цветоножки 5—6 мм дл., отогнуты под углом 45—60°, в верхней части коленчато вверх изогнуты. Чашечка рассечена на 4 ланцетные доли, на верхушке островатые, при основании сросшиеся на 1/6 длины, по краю редко реснитчатые, до 2.5 мм дл. и 1 мм шир. Венчик бледно-розовый, колесовидный, разделен на 4 доли, из которых наиболее развита верхняя, яйцевидно-ромбовидная, 2.0—3.5 мм дл. и 2—3 мм шир. (с длиной, превышающей ширину); нижняя доля наиболее мелкая, от продолговато-яйцевидной до ланцетной, 1.5—2.0 мм дл. и до 1 мм шир.; боковые доли косояйцевидные, 2—3 (3.5) мм дл. и 1.0—1.5 мм шир. Тычинки превышают отгиб венчика, реже — короче его, с нитями 2.5—4.0 мм дл., обычно более широкими (около 0.1—0.2 мм шир.) при основании; пыльники сердцевидные. Столбик нитевидный, 3—5 мм дл. Коробочка округло-сердцевидная уплощенная (в поперечном сечении веретеновидная), при основании округлая, на верхушке выемчатая с угловато-дуговидными лопастями, расходящимися под тупым углом, рассеяно опушенными, преимущественно по краям. Плацента сидячая, маргинальная, мелкобугорчатая, с полушаровидными бугорками около 0.1—0.2 мм в диам. Семена серно-желтые, обратнояйцевидные, около 1 мм дл. и 0.5—0.6 мм шир., мельчайше точечные, на вогнутой стороне в нижней трети с кольцевидным рубчиком. Цв. VI—VIII. (См. рисунок, *1а—з*).

Тип: «Средний Урал, Завод Кизел, станция Половинка, 30 VIII 1939, К. Игошина» (голо — LE, изо — SVER).

Родство. От наиболее близкого вида *Veronica urticifolia* s. str. отличается яйцевидно-ромбической (с длиной, превышающей ширину, см. рисунок, *1б—г*) верхней лопастью венчика (а не широкояйцевидной с шириной, превышающей длину, см. рисунок, *2б—г*); нитями тычинок тонкими, обычно наиболее широкими (0.1—0.2 мм) при основании (а не расширенными в верхней трети и здесь узколентовидными; около 0.3—0.4 мм шир.); коробочками (см. рисунок, *1е*) в центре выпуклыми, по краю сплюснутыми, в поперечном сечении веретеновидными (а не линзовидными, см. рисунок, *2е*), лопастями коробочки (см. рисунок, *1д*) угловато-дуговидными, расходящимися под тупым углом (а не дуговидными, расходящимися под острым углом, см. рисунок, *2д*); плацентой мелкобугорчатой с бугорками (см. рисунок, *1з*) полушаровидными, около 0.1—0.2 мм в диам. (а не крупнобугорчатой, с бугорками пеньковидно-грибовидными, около 0.3 мм в диам., см. рисунок, *2з*), а также семенами с хорошо заметным кольцевидным рубчиком (а не с точечным или совершенно отсутствующим рубчиком).

Распространение. Произрастает на Среднем Предуралье и в Восточной Сибири. В европейской части ареала самое западное местонахождение: «Вологодская губ., Никольский уезд, с. Шолога, склон террасы, ограничивающий долину р. Юг, 17 VI 1910, С. Тенников» (ныне север Кировской обл.) (LE); самое восточное — «Пермская губ., по дороге на Ясьву, Лая, 12 VI 1902, Петров» (к северу от г. Нижний Тагил) (SVER); самое южное — «Р. Чусовая, Уткинская пристань, от д. Кашка к Пристани, 12 VII 1953, К. Игошина» (SVER); самое северное — «Пермская обл., Красновишерский р-н, на склонах камня Ветряного, 27 VII 1981, Т. Белковская, С. Кашлюнов» (PERM). В Восточной Сибири вид собирался лишь дважды: «E. Siberia, 1823 (Petrop. Aug.) dr. Trenius» (LE), «Забайкальская обл., на берегах лесных ручьев Нерчинского окр., 1 VI 1901, А. Фадеев» (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Вероника — *Veronica* L. // Флора СССР. Л., 1955. Т. 22. С. 329—500.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 14 I 2000

SUMMARY

A new species *Veronica uralensis* from the Middle Urals and the East Siberia is described. *V. uralensis* is closely related to Middle European *Veronica urticifolia* Jacq. and substitutes it in the Urals and Siberia.

УДК 582.715

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

© С. Б. Гончарова

О ТАКСОНОМИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *SEDOIDEAE* (*CRASSULACEAE*) РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА. 2. РОДЫ *RHODIOLA* И *OROSTACHYS*

S. B. GONTCHAROVA. ON THE TAXONOMY OF SUBFAMILY *SEDOIDEAE* (*CRASSULACEAE*) IN THE RUSSIAN FAR EAST. 2. GENERA *RHODIOLA* AND *OROSTACHYS*

Приведен конспект родов *Rhodiola* и *Orostachys* сем. *Crassulaceae* российского Дальнего Востока. Уточнена внутриродовая таксономия, дополнены сведения о распространении видов.

Ключевые слова: *Crassulaceae*, *Sedoideae*, Дальний Восток.

Подсем. *Sedoideae* сем. *Crassulaceae* представлено на российском Дальнем Востоке (РДВ) 4 родами: *Hylotelephium* Ohba, *Aizopsis* Grulich., *Rhodiola* L. и *Orostachys* Fish. ex Berger. Как уже отмечалось нами ранее, несмотря на вышедшую обработку сем. *Crassulaceae* в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Безделева, 1995), многие проблемы систематики этого семейства остаются нерешенными. Цель нашей работы — пересмотреть классификацию родов *Rhodiola* и *Orostachys* российского Дальнего Востока в соответствии с современными воззрениями, уточнить синонимы и сведения о распространении видов.

Род *Rhodiola* содержит около 50 видов, это один из наиболее представительных родов семейства, произрастающих в центральноазиатских высокогорьях. На РДВ распространены 6 видов и 2 подвида из подродов *Crassipedes* (1 вид) и *Rhodiola* (sect. *Rhodiola* — 4 вида, 2 подвида, sect. *Chamaerhodiola* — 1 вид).

Олиготипный род *Orostachys* содержит около 10 видов, обитающих в умеренной зоне, преимущественно в Азии. На РДВ представлены 6 видов из подсекций *Orostachys* (4) и *Appendiculata* (2) секции *Orostachys*.

Оба рода предположительно монофилетического происхождения.

В приводимом ниже конспекте мы следовали главным образом системе, представленной H. Ohba (1978, 1980, 1981, 1982, 1995). Внутри секций виды расположены в алфавитном порядке. При указании общего распространения за основу принято районирование, используемое во «Флоре СССР», районы распространения видов в пределах РДВ приведены по С. С. Харкевичу (1985).

Как отмечено В. В. Бялтом (1995), в литературе, посвященной роду *Orostachys*, встречаются различные способы написания окончаний видовых эпитетов. Название рода *Orostachys* относится к женскому роду, подобно *Stachys* и *Meterostachys* (Eggli et al., 1995), поэтому, следуя статье 62 МКБН (Международный..., 1996), мы используем для видовых эпитетов окончания женского рода.

История изучения родов *Rhodiola* и *Orostachys*

Впервые род *Rhodiola* с единственным видом упоминается в 1-м издании «Species Plantarum» (Linné, 1753), где он был отделен от рода *Sedum* на основании двудомности растений. Род *Orostachys* описал F. Fischer (1809), представив его несколько ранее (Fischer, 1808) как nomen nudum. Однако в дальнейшем, вплоть до конца 1930-х гг., оба рода не признавались самостоятельными. Род *Rhodiola* приводился в качестве внутриродового таксона различного ранга в роде *Sedum*, а *Orostachys* перемещался из одного рода в другой. Так, A. de Candolle (1828) поместил *Rhodiola* в неформальную группу «Planifolia, floribus luteus» вместе с такими видами, как *Sedum aizoon* L. и *S. hybridum* L., a *Orostachys* распознавал в качестве секции рода *Umbilicus* в подсем. *Cotyledonoideae*. В работах S. Schönland (1891), R. Praeger (1917), H. Fröerström (1930—1935), A. Berger (1930) родиола была представлена в ранге секции рода *Sedum*.

Orostachys приводился как sect. *Umbilicus* рода *Cotyledon* (Schönland, 1891) или как группа *Orostachys* в sect. «Asiatica Genuina Orthocarpia» рода *Sedum* (Fröderström, 1930—1935).

Praeger (1917) в своей системе секции *Rhodiola* впервые отметил таксономическое значение наличия чешуевидных листьев на корневище. В монографии о культивируемых видах *Sedum* Praeger (1921) приводит 20 видов в sect. *Rhodiola*. Fröderström (1930—1935) распознавал 21 вид и 22 разновидности в sect. *Rhodiola*. Berger (1930) приводит уже 41 вид и 14 разновидностей из секции *Rhodiola* и *Pseudorhodiola*, и в этой же работе за *Orostachys* окончательно признан статус рода.

T. Nakai (1938), изучая японские виды *Rhodiola*, впервые со времен К. Линнея четко обозначил род.

Наиболее полная обработка рода *Rhodiola* представлена H. Ohba (1975, 1978, 1980, 1981, 1982). На основании изучения большой коллекции гималайских, тибетских и китайских представителей *Rhodiola* им была проведена ревизия существующих видов, описан ряд новых, пересмотрена внутриродовая таксономия.

Конспект родов *Rhodiola* и *Orostachys* российского Дальнего Востока

Crassulaceae DC.

Subfam. 1. *Sedoideae* Berger

1. *Rhodiola* L.

1735, Sp. Pl. : 1035. — *Sedum* sect. *Rhodiola* (L.) Scop. 1771, Fl. Cariol., ed. 2, 1 : 326. — *S.* subgen. *Rhodiola* (L.) H. Ohba, 1975 in Ohashi, Fl. E. Himal. 3 : 285.

Тип: *Rhodiola rosea* L.

Многолетние травы с хорошо развитыми корневищами. Корневища толстые, массивные или тонкие, ползучие или восходящие, апикальная часть, как правило, эпигеогенная, несущая листья и (или) чешуевидные корневищные листья. Цветоносные побеги образуются из верхушечных или пазушных почек. Соцветия терминальные, цимозные, многоцветковые, обычно, с листовидными брактеями. Цветки 4 (5)-членные, дву- или однополые; растения, как правило, двудомные. Лепестки всегда супротивны завязям. По мнению H. Ohba (1989), род *Rhodiola* мог сформироваться в центральноазиатских высокогорьях.

Subgen. 1. *Rhodiola*

Цветки однополые.

Sect. 1. *Rhodiola*. — *Rhodiola* I. *Eu-Rhodiola* Fisch. et C. A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk, 1 : 67. — *Rhodiola* sect. *Eu-Rhodiola* (Fisch. et C. A. Mey.) Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 29.

Ser. 1. *Rhodiola*. — *Sedum* sect. *Rhodiola* (L.) Scop. group *Eu-Rhodiola* Fisch. et C. A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk. 1 : 67. — *Sedum* sect. *Rhodiola* (L.) Scop. ser. *Rhodiolae* Praeger group 1. *Roseae* Praeger, 1921, Journ. Roy. Hort. Soc. (London), 46 ; 27, p. p. — *Rhodiola* L. ser. *Roseae* (Praeger) Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 29. — *Rhodiola* L. sect. *Rhodiola* ser. *Roseae* (Praeger) S. H. Fu, 1956, Acta Phytotax. Sin. add. 1 : 123.

Sect. *Rhodiola* включает в себя 22 вида. Виды из родства *Rhodiola rosea* характеризуются наличием зачаточных завязей в мужских цветках.

1. *Rhodiola rosea* L. 1753, Sp. pl. : 1035.

В различных работах встречается около 50 синонимов данного вида. Здесь приведены некоторые из них. Полный список синонимов опубликован Ohba (1981).

Широко варьирует морфологически и цитологически (Ohba, 1981); разновидности, на наш взгляд, имеют определенную географическую приуроченность. Ohba (1981) приводит все эти таксоны в качестве синонимов *R. rosea*, однако, на наш взгляд, такие виды, как *R. sachalinensis* Boriss, *R. arctica* Boriss., *R. iremelica* Boriss., *R. krivochizhinii* Sipl. и другие, являются достаточно четко обособленными географическими разновидностями *R. rosea*.

1a. *R. rosea* subsp. *rosea*. — *Sedum rosea* (L.) Scop. 1771, Fl. Carniol. ed. 2, 1 : 326. — *S. rhodiola* DC. 1805, Hist. Pl. Grasses : 143.

Описан из Европы.

Все районы, кроме Кол., Даур., Ком., Сев.-Кур.

Общ. распр.: Арктика, евр. ч. (Пиренеи, Италия, Болгария), Сканд., Зап. и Вост. Сиб., Ср. Аз., Монг., Китай, Корея, Япония.

1b. *R. rosea* subsp. *krivochizhinii* (Sipl.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25 : 56. — *R. krivochizhinii* Sipl. 1974, Новости сист. высш. раст. 11 : 313.

Тип: «Mare Beringense prope sinum Korfii, insula Verchoturovii, in decliviis lapidosis ad littorem maris, 29—30 VII 1970, fl., A. Krivochizhin» (LE):

Кор.

Островная разновидность *R. rosea*, эндемичная для российского Дальнего Востока.

Таксономическое положение *R. rosea* subsp. *krivochizhinii* окончательно не выяснено. Автор вида В. Н. Сипливинский (Кривохижин, Сипливинский, 1974) в качестве близкородственного вида приводит *R. atropurpurea* (Turch.) Trautv. et C. A. Mey. Однако само описание и признаки (более мелкие и желтые (не красные) цветки, зеленые (не сизые) листья), которыми *R. krivochizhinii* отличается от *R. atropurpurea*, на наш взгляд, свидетельствуют о родстве *R. rosea*.

1c. *R. rosea* subsp. *sachalinensis* (Boriss.) S. Gontch. 1999, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 25 : 56. — *R. sachalinensis* Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 31. — *Sedum sachalinense* (Boriss.) Vorosch. 1966, Фл. советск. Дальн. Вост. : 236.

Описан с Сахалина. Тип: «Сахалин, пост Дуэ, на скалах мыса Ходжи. 6 VII 1872, Августинович» (LE).

Сев.-Сах., Южно-Кур., Южн.-Сах.

Островная, прилиторальная разновидность *R. rosea*, эндемичная для российского Дальнего Востока.

2. *R. integrifolia* Raf. 1832, Atl. Journ. 1 : 146. — *R. rosea* L. var. *integrifolia* (Raf.) E. Murray, 1982, Kalmia, 12 : 24. — *R. atropurpurea* (Turcz.) Trautv. et C. A. Mey. 1856, Middend. Reise Fl. Ochot. : 39. — *R. rosea* subsp. *atropurpurea* (Turch.) Jacobsen, 1973, Nat. Cact. Succ. Journ. (U. K.), 28, 1 : 5. — *Sedum atropurpureum* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 1 : 13, 70.

Описан из Северной Америки.

Чук., Анад.-Пенж., Кор., Охот., Камч., Сев.-Кур., Уссур., Южно-Кур.

Общ. распр.: Сев. Ам.

Существует около 30 синонимов названного вида. *R. integrifolia* часто трактуется как подвид или вариация *R. rosea*, однако четко отличается от последнего морфологией генеративных органов (Ohba, 1981) и, на наш взгляд, жизненной формой. В отличие от *R. rosea* у *R. integrifolia* каудекс не развит, почки возобновления формируются на удлиненных корневищах.

3. *R. ishidae* (Miyabe et Kudo) H. Hara, 1937, Journ. Jap. Bot. 13 : 930. — *Sedum ishidae* Miyabe et Kudo, 1921, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc. 8 : 3. — *Rhodiola himalensis* (Don) S. H. Fu var. *ishidae* (Miyabe et Kudo) Jacobsen, 1973, Nat. Cact. Succ. Journ. (U. K.), 28, 1 : 5.

Описан из Японии.

Южно-Кур.

Общ. распр.: Япония.

Ser. 2. *Algida* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 114. — *Rhodiola* sect. *Chamaerhodiola* ser. *Fastigiatae* (Fröd.) S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1 : 120. p. p.

Тип: *Rhodiola algida* (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey. (= *Sedum algidum* Ledeb.).

4. *R. angusta* Nakai, 1914, Bot. Mag. Tokyo, 28 : 304. — *R. komarovii* Boriss. 1939. Фл. СССР, 9 : 38. — *Sedum polytrichoides* Kom. 1931, в Ком. и Алис. Опред. раст. Дальневост. края, 1 : 601, non Hemsl.

Лектотип (Борисова, 1939): «Korea. Korea sept. In arenis lapidosis montis Paiktusan 2000 m et supra. 13 VIII 1913, male. Nakai» (TI).

Уссур.

Общ. распр.: Китай, Корея.

А. Г. Борисова (1939), основываясь на экземплярах, собранных с горы Криничная (Хуалаза) в Приморском крае, сделала вывод о том, что *Sedum polytrichoides*, описанный В. Л. Комаровым и Алисовой-Клобуковой, является представителем рода родиола, и описала его как *Rhodiola komarovii* — эндемичный для РДВ вид. Она указывала, что *R. komarovii* отличается от близкого вида *R. crassipes* менее мощным каудексом, линейными цельнокрайными листьями и малоцветковыми соцветиями. S. H. Fu перевел *R. komarovii* в синонимы *R. angusta* Nakai. Ohba (1993), изучив типовые экземпляры, идентифицировал *R. komarovii* с *Sedum fenzelii* Fröd., который еще Nakai (1938) был определен как синоним *R. angusta*. По мнению Ohba (1993), *R. angusta* распространен от северной Кореи и северо-западного Китая до Приморского края и сменяется викарным видом *R. ishidae* на севере Хонсю, Хоккайдо и на Курилах.

Sect. 2. *Chamaerhodiola* (Fisch. et C. A. Mey.) Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 114. — *Rhodiola* II. *Chamae-Rhodiola* Fisch. et C. A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk. 1 : 69. — *Chamaerhodiola* (Fisch. et C. A. Mey.) Nakai, 1934, in Nakai et Kitagawa, Rep. First Sci. Exped. Manch., Sect. IV, 1 : 27, p. p.

Лектотип (Гончарова, h. l.): *Rhodiola quadrifidae* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. (= *Sedum quadrifidum* Pall.).

Корневища густо покрыты отмершими цветоносными побегами. Однолетние цветоносные побеги многочисленные, как правило более 6. Верхняя часть корневищ и почки возобновления расположены выше уровня почвы. По мнению Ohba (1989), виды из родства *R. quadrifida*, вероятно, произошли от общего предка в результате географической изоляции.

Ser. 1. *Quadrifidae* (Fröd.) S. H. Fu ex Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 114. — *Sedum* sect. *Rhodiola* group *Chamaerhodiola* subgroup. *Quadrifidum* Fröd. 1942, Acta Horti. Gothoburg. 15 : 3, nom. invalid., descr. engl. — *Rhodiola* ser. *Quadrifidae* Fröd. ex S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1 : 119, p. p. — *Rhodiola* ser. *Dumulosae* S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1 : 119, p. p. — *Rhodiola* ser. *Fastigiatae* (Fröd.) S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1 : 120, p. p.

Тип: *Rhodiola quadrifidae* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. (= *Sedum quadrifidum* Pall.).

5. *R. quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. Schrenk, 1 : 69. — *Sedum quadrifidum* Pall. 1776, Reise, 3 : 730. — *Chamaerhodiola quadrifida* (Pall.) Nakai, 1934, in Nakai et Kitagawa, Rep. First Sci. Exped. Manch., Sect. IV, 1 : 29.

Описан из Урала и Сибири.

Кол., Охот., Алд., Амг., Бур.

Общ. распр.: Евр. ч. (Аркт.), Зап. и Вост. Сиб., Монг.

Subgen. 2. *Crassipedes* (Praeger) H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 12 : 185. — *Sedum* sect. *Rhodiola* ser. *Crassipedes* Praeger, 1917, Trans. Bot. Soc. Edinb. 27 : 116, p. p. — *Sedum* sect. *Rhodiola* ser. *Crassipes* (Praeger) S. H. Fu, 1965, Acta Phytotax. Sin. add. 1 : 125, ut 'Crassipes Fu', p. p. — *Rhodiola* sect. *Rhodiola* ser. *Linnearifoliae* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 114, p. p.

Тип: *Rhodiola crassipes* (Wall. ex Hook. f. et Thoms.) Boriss. (= *Sedum crassipes* Wall. ex Hook f. et Thoms.).

Цветки гермафродитные. Корневища без чешуйчатых листьев. Соцветия полушаровидные.

6. *R. stephani* (Cham.) Trautv. et C. A. Mey. 1856, Middend. Reise Fl. Ochot. : 39. — «Sedum stephani» Cham. 1831, Linnaea, 6 : 549. — *Rhodiola crassipes* var. *stephani* (Cham.) Jacobsen, 1973, Nat. Cact. Succ. Journ. (UK), 28 : 5.

Тип: (LE).

Охот., Амг., Бур.

Эндемик.

2. *Orostachys* Fisch.

1809, Mem. Soc. Nat. Moscou, 2 : 207. — *Orostachys* Fisch. 1808, Cat. Jard. Gorenki : 99, nom. nud. — *Umbilicus* sect. *Orostachys* (Fisch.) DC. 1828, Prodr. 3 : 400. — *Cotyledon* sect. *Umbilicus* ser. *Orostachys* (Fisch.) Schönland, 1890, in Engl. et Prantl, Nat. Pfl.-fam. III, 2a : 33. — *Sedum* sect. *Asiatica Genuina Orthocarpia* gr. *Orostachys* (Fisch.) Fröd. 1931, Acta Horti. Gothoburg. 6 : app. 9.

Тип: *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch. (= *Cotyledon malacophylla* Pall.).

Монокарпики, облигатные, факультативные поликарпики. Одно-, дву-, многолетние. Базальные листья в период вегетации образуют розетку, часто вытягивающуюся во время цветения. Тесно связан с родом *Hylotelephium* H. Ohba, происходит, вероятно, из восточноазиатских высокогорий.

Sect. 1. *Orostachys*

Subsect. 1. *Orostachys*. — *Orostachys* ser. *Eappendiculatae* Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 110, nom. invalid., descr. ross. — *Orostachys* sect. *Caespitosa* Bezd. 1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 7 : 231, nom. invalid., descr. ross.

Все листья без остистых или хрящеватых отростков, соцветия простые (цветки в колосовидном соцветии по одному).

Видовой состав данной секции до сих пор остается спорным, так как J. Ohwi (1965) во втором издании «Flora of Japan» объединил все виды этой секции, описанные из северной Японии (*O. aggregata*, *O. furusei* и *O. iwarenge*), в *O. iwarenge*. Позже Ohba (1990) приводит все виды этой секции в качестве подвидов *O. malacophylla*.

Признаки вегетативной сферы весьма изменчивы. Широко варьируют размеры листьев и розеток, их окраска, размеры частей цветков. H. Ohba, H. Tagawa (1990) сделали попытку сопоставить наличие сизого налета и микроструктуру поверхности листьев и определить видоспецифичность сочетания этих признаков. Как показано этими авторами и как свидетельствуют наши собственные исследования, эти признаки не являются видоспецифичными, присутствие или отсутствие налета связано с микроусловиями местообитаний. Наиболее сизые растения найдены нами в наиболее сухих местообитаниях и в местах с высоким содержанием Ca^{2+} в почве. На наш взгляд, использование данных признаков не дает веских оснований для объединения видов этой секции с *O. malacophylla*, так как имеется значительное число признаков, четко разделяющих виды, как будет показано далее.

1. *O. aggregata* (Makino) H. Hara, 1935, Bot. Mag. Tokyo, 49 : 73. — *Cotyledon aggregata* Makino, 1910, Bot. Mag. Tokyo, 24 : 72. — *Sedum aggregatum* Makino, 1927, Journ. Jap. Bot. 4 : 7. — *Orostachys malacophyllus* var. *aggregatus* (Makino) H. Ohba, 1992, Journ. Jap. Bot. 67 : 200.

Описан из Японии.

Южно-Сах., Южно-Кур.

Общ. распр.: Япония (Хоккайдо и север Хонсю).

Судя по первоописанию, *O. aggregata* отличается от *O. malacophylla* меньшими размерами всех частей, компактным обликом и наличием столонов, пурпурными до раскрывания пыльниками (Makino, 1901, 1910), а также нектарниками в виде узких длинных пластиночек, длина которых в 3—4 раза превышает ширину (Безделева, 1995), и формой роста. *O. aggregata* — облигатный поликарпик, дерновинообразующий хамефит (Гончарова, 1996).

Ohba (1990, 1992) признает данный вид в качестве географической разновидности *O. malacophylla*. На наш взгляд, *O. aggregata* четко отграничен от *O. malacophylla* экологически и морфологически. Пересечение ареалов и морфологическое сходство обоих видов скорее свидетельствуют об общности происхождения.

2. *O. furusei* Ohwi, 1954, Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 34 : 6. — *Sedum iwarenge* var. *furusei* (Ohwi) Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 1440. — *S. paradoxum* Khokhr. et Vorosch. 1970, Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 75 : 42, syn. nov. — *Orostachys vyschinii* Bezd. 1995, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 7 : 232, syn. nov.

Тип: «Momoiwa, ins. Rebunshiri, leg. Miyoshi Furuse» (TNC).

Характеризуется наличием интенсивного сизого налета, длинных разветвленных столонов. Многочисленные розетки (часто несколько десятков) образуют плотные дерновинки. Облигатный поликарпик, дерновинообразующий хамефит. Отличается от других видов подсекции маленькими размерами (розетки 1—2 см в диам., листья 1.5 (2) см дл., 0.7—1.0 см шир.), широкояйцевидными листовками, с коротким носиком и широкой, срастающейся почти по всей длине ножкой, желтыми во время цветения, позже оранжевыми пыльниками.

Описан с о-ва Ребун, встречается на о-ве Хоккайдо. Нами был собран на южной оконечности о-ва Сахалин (Тонино-Анивский п-ов) и о-ве Монерон (Абанькина, Гончарова, 1995), долгое время выращивался в коллекции Ботанического сада ДВО РАН и в 1970 г. был описан как *Sedum paradosum* Khokhr. et Vorosch., а позже (Безделева, 1995) — как *Orostachys vyschinii*, эндемичный для РДВ вид. Однако сравнение описаний *O. furusei* (Ohwi, 1954), *Sedum paradosum* (*Orostachys paradoxa* Czer.) и *O. vyschinii* позволяет говорить об их идентичности. В описаниях несколько варьируют размеры, но тем не менее они находятся в пределах, приведенных для *O. furusei* (Ohwi, 1954). То, что считается отличительным признаком *O. paradoxa* от всех других горноколосников — «отсутствие прикорневой розетки», на мой взгляд, является признаком генеративной фазы развития, так как у большинства дальневосточных горноколосников во время цветения розетка вытягивается, побег выглядит обычным удлиненным, тем более что *O. paradoxa* был собран 9 сентября, когда все дальневосточные горноколосники обычно вступают в фазу бутонизации, а в условиях северных районов — в фазу цветения. Другой отличительный признак — «супротивное листорасположение» — указан еще Ohwi (1954) в описании *O. furusei*.

Уссур., Южно-Сах.

Общ. распр.: Япония.

3. *O. iwarenge* (Makino) H. Hara, 1935, Bot. Mag. Tokyo, 49 : 73. — *Cotyledon iwarenge* Makino, 1902, Bot. Mag. Tokyo, 16 : 142. — *Orostachys malacophylla* var. *iwarenge* (Makino) H. Ohba, 1992, Journ. Jap. Bot. 67 : 200.

Тип: «Japan. Honshu. Tokyo: Prov. Musashi, Tokyo, Bot. Gard. Koishikawa, kultivated» (TI).

Гербарные экземпляры *O. iwarenge* и *O. malacophylla* практически не различимы и часто путаются. Однако в естественных условиях *O. iwarenge* отличается от *O. malacophylla* обычно ветвящимися побегами и соцветиями, удлиненно-лопатчатой или ланцетно-лопатчатой формой листовой пластинки, трапециевидными или прямоугольными нектарниками, ширина которых в 2 раза превышает длину, розовыми пыльниками.

На РДВ встречается исключительно на морских побережьях.

Ohba (1990) отмечает, что все горноколосники subsect. *Orostachys* в культуре имеют тенденцию к образованию столонов, однако, как показывает наш опыт выращивания горноколосников в коллекции Ботанического сада ДВО РАН, *O. iwarenge* никогда не образует столонов.

Уссур. (юг).

Общ. распр.: Япония.

4. *O. malacophylla* (Pall.) Fisch. 1808, Cat. Hort. Gorenk. ed. 1 : 99. — *Cotyledon malacophylla* Pall. 1776, Reise Russ. Reich. 3 : 730. — *Sedum malacophyllum* (Pall.) Steud. 1821, Nomencl. Bot. ed. 1 : 759. — *Umbilicus malacophyllus* (Pall.) DC. 1828, Prodr. 3 : 400.

Описан из Даурии.

Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах.

Общ. распр.: Вост. Сиб., Монг., Корея, Манчжурия, Китай.

Subsect. 2. *Appendiculatae* (Boriss.) H. Ohba, 1978, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 12 : 160. — Sect. *Armato-Appendiculata* Boriss. 1969, Новости сист. высш. раст. 6 : 119. — Sect. *Appendiculata* Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 110, nom. invalid., descr. ross.

Тип: *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. (= *Cotyledon spinosa* L.).

Все листья снабжены остистым или хрящеватым отростком, соцветия как правило сложные, в нижней части паракладии несут 2 и более цветков.

5. *O. japonica* (Maxim.) Berger. 1930, Pfl. fam. ed. 2, 18a : 464. — *Cotyledon japonica* Maxim. 1883, Bull. Acad. Pétersb. 30 : 122. — *C. minuta* Kim. 1901, Acta Horti Petropol. 18 : 436. — *Orostachys erubescens* Ohwi, 1942, Acta Phytotax, Geobot. 9 : 249, non Maxim. — *O. erubescens* Ohwi var. *japonicus* Ohwi, 1953, Fl. Jap. : 586, non Maxim. — *O. cartilaginea* Boriss. 1939, Фл. СССР, 9 : 112.

Описан из Японии (Yokohama).

Уссур.

Общ. распр.: Корея, Манчжурия, Япония, Китай.

6. *O. spinosa* (L.) C. A. Mey. 1830 in Ledeb., Reise : 496. — *Cotyledon spinosa* L. 1753, Sp. Pl. : 429. — *Sedum spinosum* (L.) Thunb. 1784, Fl. Jap. Nat. : 186. — *Umbilicus spinosus* (L.) DC. 1828, Prodr. 3 : 400. — *U. erubescens* Maxim. 1859, Prim. Fl. Amur : 114.

Описан из Сибири.

Кол., Охот., Алд., Нюкж., Даур., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур.

Общ. распр.: Евр. ч., Зап. и Вост. Сиб., Ср. Аз., Монг., Тиб., Манчжурия, Япония, Китай.

Географическое распространение

Представители обоих родов распространены в своем большинстве в Восточной Азии.

Наибольшее число видов *Rhodiola*, как и *Hylotelephium*, сосредоточено в Восточно-Гималайской провинции Восточно-Азиатской флористической области. Как указывает Ohba (1989), из 50 видов рода 44 распространены в высокогорных районах от Памира, Алтая, Гималаев, Мьянмы и Тибета до юго-западного Китая. 2 вида (*Rhodiola rosea* и *R. integrifolia*) преимущественно распространены в арктических и субарктических (зона хвойных лесов) регионах как Нового, так и Старого Света в Циркумбореальной и Восточно-Азиатской флористических областях.

Подрод *Rhodiola* содержит 4 секции, 2 из которых встречаются на российском Дальнем Востоке. Виды секции *Chamaerhodiola* распространены в альпийских и высокогорных районах Азии от Гималаев (Кашмир, Бутан), Тибета, северо-западного Китая, Монголии, Урала, до Сибири (Ohba, 1989). Из 22 видов секции *Rhodiola* (5 на РДВ) почти все виды (кроме *Rhodiola rosea* и *R. integrifolia*) распространены в центральноазиатских высокогорьях, в том числе в Гималаях и юго-западном Китае. Распространение *Rhodiola rosea* — самое широкое в роде и охватывает арктические районы, Альпы и другие высокогорья Европы, Восточной Азии, восточной части Северной Америки. *R. integrifolia* распространен по обеим сторонам Берингова пролива преимущественно в тех районах, где *R. rosea* отсутствует (Ohba, 1989). 3 других дальневосточных представителя секции (*R. ishidae*, *R. rosea* var. *sachalinensis*, *R. angusta*) распространены исключительно в Восточной Азии: в Манчжурской, Сахалино-Хоккайдской и Японо-Корейской провинциях Восточно-Азиатской флористической области.

Виды подрода *Crassipedes* распространены главным образом в Восточно-Азиатской флористической области от Гималаев до восточных районов Мьянмы и Восточной Сибири (до Магаданской обл.), в северных районах Тибета и Китая (Ohba, 1989). На РДВ встречается один представитель — *R. stephani*, ареал которого расположен в Манчжурской провинции.

Виды подсекции *Appendiculata* рода *Orostachys* широко распространены в Циркумбореальной и Восточно-Азиатской флористических областях. Ареал *O. spinosa* простирается от Европы до Восточной Азии. Представители подсекции *Orostachys* распространены главным образом в Восточной Азии. Наиболее широко распространен *O. malacophylla*, границы ареала которого достигают Восточной Сибири. Наиболее многочисленны и разнообразны представители названной секции в Японии и на российском Дальнем Востоке (юг Приморского края, юг Сахалинской обл.). Вероятно, что современный центр разнообразия рода расположен на Японских о-вах.

Исследование поддержано грантом губернатора Приморского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абанькина М. Н., Гончарова С. Б. Новые и редкие виды сосудистых растений острова Монерон (Японское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 112—114.

Безделева Т. А. *Crassulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Борисова А. Г. *Crassulaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 8—134.

Бялт В. В. О написании латинских названий в роде *Orostachys* Fisch. (*Crassulaceae*) // Тр. 5-й Молодеж. конф. ботаников в С.-Петербурге. СПб., 1995. С. 6—8.

Гончарова С. Б. К биологии видов рода *Orostachys* (*Crassulaceae*) российского Дальнего Востока // Тр. Первой Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. СПб., 1996. С. 98—99.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XV Международным ботаническим конгрессом. СПб., 1996. 191 с.

Кривохижин А. И., Сипливинский В. Н. О флоре о-ва Верхотурова (Берингово море) // Новости сист. высш. раст. Л., 1974. Т. 11. С. 311—314.

Харкевич С. С. Введение // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 7—15.

Berger A. *Crassulaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. S. 352—483.

Candolle A. P. de. *Crassulaceae* // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1828. Vol. 3. P. 381—414.

Eggli U., Hart't H., Nyffeler R. Toward a consensus classification of the *Crassulaceae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 173—192.

Fischer F. E. L. Catalogus horti gorenkensis (Catalogue du jardin de plantes du Comte A. de Razoumoffsky a Gorenki pres de Moscou). M., 1808.

Fischer F. E. L. Sur une plante de la familles succulentes (*Joubarbes*, *Sempervivae*) // Mem. Soc. Imp. Mat. Moscov. 1809. N. 2. P. 269—274.

Frödersröm H. The genus *Sedum* L. A systematic essay. Pt 1—4 // Acta Horti Gothob. 1930. 5 (app.). P. 1—75; 1931. 6 (app.). P. 1—111; 1932. 7 (app.). P. 1—125; 1935. 10 (app.).

Linne C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1700 p.

Makino T. Observation on the flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo. 1901. Vol. 15. P. 141—145.

Makino T. Observation on the flora of Japan // Bot. Mag. Tokyo. 1910. Vol. 24. P. 71—75.

Nakai T. On the Japanese species of the genus *Rhodiola* L. // J. Jap. Bot. 1938. Vol. 14. N 8. P. 491—508.

Ohba H. A revision of the eastern Himalayan species of the subgenus *Rhodiola* of the genus *Sedum* (*Crassulaceae*) / The flora of eastern Himalaya // Bull. Univ. Mus., Univ. Tokyo. 1975. N 8. P. 283—362.

Ohba H. Generic and infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1978. Sec. 3. Vol. 12. N 4. P. 139—198.

Ohba H. A revision of the Asiatic species of *Sedoideae* (*Crassulaceae*). Pt 1. *Rosularia* and *Rhodiola* (subgen. *Primuloides* and *Crassipedes*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1980. Sec. 3. Vol. 12. N 3. P. 337—405.

Ohba H. A revision of the Asiatic species of *Sedoideae* (*Crassulaceae*). Pt 2. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola*, sect. *Rhodiola*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1981. Sec. 3. Vol. 13. N 2. P. 65—119.

Ohba H. A revision of the Asiatic species of *Sedoideae* (*Crassulaceae*). Pt 3. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola*, sect. *Pseudorhodiola*, *Prainia* & *Chamaerhodiola* // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. 1982. Sec. 3. Vol. 13. N 2. P. 121—174.

Ohba H. Biogeography of the genus *Rhodiola* (*Crassulaceae*), with special reference to the floristic interaction between the Himalaya and the Arctic region // Current aspects of biogeography in West Pacific and East Asian Regions. Tokyo, 1989. P. 115—133.

Ohba H. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (*Crassulaceae*) (1) // J. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. N 7. P. 193—203.

Ohba H. Notulae Crassulacearum Asiae Orientalis (1) // J. Jap. Bot. 1992. Vol. 67. N 4. P. 194—200.

Ohba H. Notulae Crassulacearum Asiae Orientalis (2) // J. Jap. Bot. 1993. Vol. 68. N 3. P. 149—155.

Ohba H. Systematic problems of Asian *Sedoideae* // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, 1995. P. 151—158.

Ohba H., *Tagawa H.* A note of *Orostachys malacophyllus* (Pallas) Fischer and its related taxa from northern Japan. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (*Crassulaceae*) (2) // J. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. N 10. P. 302—308.

Ohwi J. Plantae Novae Japonicae // Bull. Nat. Sci. Museum (Tokyo). 1954. Vol. 1. N 1 (34). P. 1—8.

Ohwi J. *Sedum* // Flora of Japan. Tokyo, 1965. P. 693—694.

Praeger R. L. On the affinities of *Sedum Praegerianum* W. W. Sm., with a tentative classification of the section *Rhodiola* // Trans. Bot. Soc. Edinb. 1917. N 27. P. 107—119.

Praeger R. L. An account of the genus *Sedum* as found in cultivation // J. Roy. Hort. Soc. London. 1921. Vol. 46. P. 1—314.

Schönland S. *Crassulaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891. Bd 2a. S. 23—38.

Ботанический сад-институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 8 IX 1998

SUMMARY

A conspectus of the genera *Rhodiola* and *Orostachys* of the family *Sedoideae* (*Crassulaceae*) of the Russian Far East is presented. Biogeographycal data of the species are given. The taxonomy of some species is discussed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (471.34+471.53)

© О. Г. Баранова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ВЯТСКО-КАМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

O. G. BARANOVA. NEW AND RARE PLANTS OF THE VJATKA-KAMA INTERFLUVE

Приведены сведения о местонахождениях и местообитаниях 43 новых и редких аборигенных видов растений в Вятско-Камском междуречье.

Ключевые слова: Вятско-Камское междуречье, аборигенная флора.

В результате инвентаризации видового состава флоры Вятско-Камского междуречья (ВКМ) выявлен целый ряд новых растений и видов, имеющих на этой территории по 2—3 местонахождения. Эти виды были обнаружены при изучении гербарных материалов Вятского педагогического университета (ВПУ) и Кировского государственного объединенного историко-архитектурного и литературного музея (КОМ), а также при полевых исследованиях. Сбор растений проводился нами в 1997—1999 гг. в Кировской обл. (Афанасьевский, Верхнекамский, Вятско-Полянский, Уржумский, Лебяжский, Советский, Нолинский районы), Республике Татарстан (Агрызский р-н) и Удмуртской Республике.

Далее приведены краткие сведения о местонахождениях и местообитаниях всех новых и редких видов. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Новые для Кировской обл. виды растений отмечены звездочкой.

* *Alisma gramineum* Lej. Вятско-Полянский р-н, в 2 км северо-западнее пос. Ямное, пойменный луг на левом берегу р. Вятки, по обочине дороги, 10 VI 1999.

* *A. juzepczukii* Tzvel. Уржумский р-н, в 0.5 км южнее д. Тюм-Тюм, берег старицы р. Вятки, 22 VI 1999 (опр. В. Г. Папченков).

* *Aristolochia clematitis* L. Вятско-Полянский р-н, в 6 км южнее пос. Усть-Люга, пойменная дубрава на левом берегу р. Вятки, 11 VI 1999.

Европейский лесостепной вид, обычный в нижнем течении р. Камы на территории Татарии и Удмуртии.

* *Artemisia armeniaca* Lam. В июне 1999 г. обильное произрастание вида было отмечено на опушках дубрав и пойменных гривах на левом берегу р. Вятки в Вятско-Полянском р-не (окрестности пос. Ямное и пос. Усть-Люга).

Новый аборигенный вид для Кировской обл. и всей территории междуречья.

* *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv. Уржумский р-н, в 2—3 км южнее д. Тюм-Тюм, правый коренной берег р. Вятки с дубово-кленовым лесом, 22 VI 1999.

Этот неморальный вид впервые был указан для г. Вятки (ныне г. Киров) К. А. Мейером (Meyer, 1848; вид приведен со знаком вопроса), после чего вид попал и в другие литературные источники. Вероятно, указание было ошибочным, так как это растение изредка встречается только на крайнем юге ВКМ (Баранова и др., 1992).

* *Cardamine parviflora* L. Вятско-Полянский р-н, в 4—5 км юго-западнее пос. Усть-Люга, в пойменном ольшанике, 11 VI 1999.

* *Calamagrostis chalybaea* (Laest.) Fries. Этот гибридогенный вид был обнаружен в гербарии КОМ с определением «*C. obtusata*». Он был найден И. Г. Сележинским (25 VII 1914) близ с. Березовское Орловского уезда.

* *Carex alba* Scop. Найден в Лебяжском р-не дважды: пос. Лебяжье, разреженный сосняк на правом коренном берегу р. Вятки, 29 VI 1999; д. Приверх, в 1 км севернее, в таком же местообитании, 28 VI 1999.

Очень редкий вид, характерный для известняковых обнажений. Ближайшее местонахождение известно в Пермской обл. (Овеснов, 1997).

* *C. capitata* L. В гербарии КОМ хранится 1 экземпляр этого вида, который правильно определен и имеет этикетку: «Слободской р-н, д. Бадьины, Лутошкинского с/с, долина р. Вятки, профиль № 3, 18 VI 1935, Н. Розанова»

На территории междуречья ранее были известны еще 2 находки из Пермской обл. (Овеснов, 1997).

* *C. disticha* Huds. Советский р-н, в 7 км северо-восточнее пос. Суводский лесотехникум, низинное болото в сосновом лесу, 16 VIII 1997.

Изредка встречается в южной половине Удмуртии (Баранова и др., 1992). В 1999 г. нами найдена самая северная точка произрастания вида в Удмуртии (окрестности пос. Малягурт Игринского р-на). Обе находки самые северные на всей территории междуречья.

* *C. pediformis* C. A. Mey. Советский р-н, в 8—10 км южнее д. Фокино (в 0.5 км от бывшей д. Камень), известковый склон коренного берега р. Немды, 17 VIII 1997.

* *Ceratophyllum submersum* L. При обработке гербария Кировского музея был обнаружен 1 экземпляр этого вида («Нолинский р-н, долина р. Лобани у с. Колобово, старица, 24 VIII 1928, А. Домнин»), который был неправильно определен как *C. demersum* L.

Изучение особенностей распространения этого вида в междуречье по гербарным материалам показало, что он рассеяно встречается на территории Пермской обл. и в Удмуртии.

Circaea quadrisulcata (Maxim) Franch. et Savat. Уржумский р-н, в 3 км южнее с. Русский Турек, заболоченный еловый лес в подножии правого коренного берега р. Вятки, 16 VIII 1999.

Второе местонахождение вида в Кировской обл. Ранее был отмечен на территории Нургушского заповедника (Тарасова, 1994).

Cuscuta lupuliformis Krock. Вятско-Полянский р-н, в 3 км южнее д. Нижние Шуни, правый коренной берег р. Вятки, опушка орешника, 19 VI 1998.

Повилика была отмечена однажды в Кировской обл. (Александров, 1972), гербарий хранится в ВПУ. Лесостепной вид, в междуречье находится на северном пределе распространения.

Cystopteris dickieana R. Sim. Нолинский р-н, в 0.5 км от бывшей д. Камень (приблизительно в 3 км западнее д. Беляевщина), на камнях на склоне левого берега р. Вятки, 2 VII 1999.

Ранее указывался с известкового склона коренного берега р. Немды близ бывшей д. Камень Советского р-на (Киселева, Тарасова, 1994).

Dianthus campestris Bieb. Удмуртская Республика (УР),. Каракулинский р-н, в 6 км северо-восточнее д. Кулюшево, травянистый склон холма, 3 VI 1986.

Лесостепное растение, находится на северо-восточной границе ареала в ВКМ. Новый вид для всей территории междуречья и УР.

Elatine hydropiper L. Г. Омутнинск, песчаный берег пруда, 10 VIII 1999, О. Баранова, Е. Тарасова.

В ВКМ встречается очень редко, преимущественно в северной половине.

* *E. triandra* Schkuhr. Отмечен дважды в Верхнекамском р-не: г. Кирс, песчаный берег Большого Кирсинского пруда, 14 VIII 1999; в 2 км северо-восточнее г. Светлополянска, по берегу водоема в карьере, 12 VIII 1999.

Новый аборигенный вид для Кировской обл. и всей территории междуречья. Для городов Перми и Глазова указывался В. С. Сергеевым (1868), эти находки гербарными экземплярами не подтверждены.

* *Euphorbia palustris* L. Вятско-Полянский р-н, в 4—5 км юго-западнее пос. Усть-Люга, по берегу старицы, 11 VI 1999.

Одно из северо-восточных местонахождений этого европейского лесостепного вида. Очень редок в ВКМ, приурочен к берегам стариц в пойме р. Камы (Баранова и др., 1992).

* *Geranium bohemicum* L. Вид без определения хранился в КОМ с этикеткой: «заросшая вырубка в сосновом лесу у озера Чваниха в Медведском бору (ныне пос. Медведок Советского р-на), несколько групп в стороне от лесной дороги, 11 VII 1949, А. Фокин». На территории междуречья известно еще одно местонахождение (Баранова и др., 1992).

* *Hieracium incurrens* T. Sael. ex Norrl. УР, Увинский р-н, в 2 км восточнее д. Ключевая, смешанный лес, 16 VII 1990; Нолинский р-н, в 1 км от бывшей д. Орешник (приблизительно в 4.5 км северо-западнее д. Беляевщина), на склоне берега р. Вятки с елово-пихтовым лесом, 2 VII 1999 (опр. А. Н. Сенников).

Новый аборигенный вид для Кировской обл., Удмуртии и всей территории междуречья.

H. krylovii Nevski ex Schljak. Красногорский р-н, в 2—5 км юго-западнее пос. Малягурт, лесной склон левого берега р. Кокманки, елово-березовый лес, 6 VIII 1998, А. Пузырев, М. Полозов (опр. А. Н. Сенников). В 1999 г. собран нами в нескольких местах в этом же районе в окрестностях пос. Кокман.

Новый аборигенный вид для Удмуртии и всей территории междуречья.

* *H. virosum* Pall. Нолинский р-н, в 0.5 км от бывшей д. Орешник (приблизительно в 4 км северо-западнее д. Беляевщина), на склоне левого коренного берега р. Вятки, сосновый лес, 2 VII 1999.

Лесостепной вид, на территории междуречья отмечен нами еще только в окрестностях г. Елабуги (РТ).

* *Lycopus exaltatus* L. fil. Один экземпляр этого вида хранится в ВПУ с гербарной этикеткой: «*Lycopus europaeus* L. Вятско-Полянский р-н, окрестности д. Луговой Изран, заросли кустарников на заливных лугах, 30 VII 1994, С. Орехова».

* *Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank. Уржумский р-н, в 2—3 км южнее д. Тюм-Тюм, правый коренной берег р. Вятки с дубово-кленовым лесом, 22 VI 1999. В гербарии Кировского музея обнаружен 1 экземпляр этого вида: Г. Малмыж, подножие коренного берега р. Вятки в окрестностях с. Гоньба, 28 V 1929, Л. Колокольников, А. Фокин». Он правильно определен, но ни в одном литературном источнике эта находка не указана.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze. Афанасьевский р-н, с. Биссерово, в 2—3 км западнее, долина левого берега р. Камы, верховое болото, 8 VIII 1999, О. Баранова, Е. Тарасова.

* *Hierochloë repens* (Host) Beauv. Вятско-Полянский р-н, в 2 км северо-западнее пос. Ямное, на опушке дубравы на левом берегу р. Вятки, 10 VI 1999.

Hypericum elegans Steph. ex Willd. Лебяжский р-н, пос. Лебяжье, разреженный сосняк на правом коренном берегу р. Вятки, 29 VI 1999; Агрызский р-н, в 3 км южнее с. Салауши, опушка дубового леса на коренном берегу р. Иж, 21 VII 1999.

Лесостепной вид, в Кировской обл. найдено одно из самых северных мест его произрастания в долине р. Вятки (Крылов, 1885; Баранова, Тарасова, 1995).

* *Populus alba* L. В июне 1999 г. несколько крупных деревьев было отмечено против г. Вятские Поляны, на левом берегу р. Вятки, на опушке дубравы.

Potentilla humifusa Willd. Небольшая популяция этого вида найдена в июне 1999 г. в сосновом лесу на левом коренном берегу р. Умяк, близ устья. Она расположена на границе Удмуртии и Татарии (в 2 км южнее д. Бажениха Кизнерского р-на УР и в 1 км западнее д. Умяк Елабужского р-на РТ). Новый вид для УР.

* *P. longipes* Ledeb. Уржумский р-н, в 1—2 км юго-восточнее с Русский Турек, пойменная грива правого берега р. Вятки, 21 VI 1999.

На территории междуречья был отмечен на юге Удмуртии (Баранова и др., 1992).

* *Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey). Hayek. Изредка встречается на пойменных лугах р. Вятки. В июне 1999 г. произрастание вида было отмечено в Вятско-Полянском (окрестности пос. Ямное и пос. Усть-Люга) и Уржумском (с. Русский Турек, д. Тюм-Тюм) районах.

* *Rumex hydrolapathum* Huds. Найден в местах: Вятско-Полянский р-н, в 4 км севернее пос. Ямное, берег оз. Верх. Подборное, 10 VI 1999; там же, в 3 км южнее пос. Усть-Люга, берег небольшой старицы, 11 VI 1999; Уржумский р-н, в 5 км южнее пос. Пиляндыш, заболоченный берег ручья, 24 VI 1999.

Щавель находится на северо-восточном пределе распространения в междуречье, одна из самых северных точек произрастания отмечена на территории национального парка «Нечкинский» УР (Баранова, Пузырев, 1999).

Salix bebbiana Sarg. Нами был найден в 1998 и 1999 гг. в верхнекамском (окрестности г. Кирса) и Кирово-Чепецком (пос. Каринторф) р-нах Кировской обл. Этот вид изредка встречается в северо-восточной половине ВКМ (Овеснов, 1997). Однажды был отмечен в Кировской обл. (Тарасова, 1999).

Sanicula giraldii H. Wolff. В 2 км южнее г. Вятские Поляны, склон к ручью в еловом лесу, 12 VI 1999. Впервые был отмечен в г. Малмыже в 1924 г. (Определитель..., 1975), где наблюдался нами и в 1994 г.

Sisymbrium strictissumum L. Агрызский р-н, в 2км севернее д. Сукмань, пойменные заросли кустарников у р. Чаж, 15 VI 1999. Занесен в «Красную книгу РТ», известен еще из 2 местонахождений (Рогова, 1995).

* *Sparganium glomeratum* (Laest.) L. Neum. Найден в Кировской обл. дважды: г. Омутнинск, западная окраина, низинное болото по берегу пруда, 10 VIII 1999, О. Баранова, Е. Тарасова; Верхнекамский р-н, в 1—2 км севернее г. Кирс, небольшой водоем в сосновом лесу у дороги, 14 VIII 1999, О. Баранова, Е. Тарасова.

Этот вид рассеянно встречается по всей территории ВКМ, был впервые найден нами в Удмуртии (Баранова, Пузырев, 1991) и Татарстане (Баранова и др., 2000).

Taraxacum beckeri Soest. УР, с. Каракулино, выпасаемый суходольный луг на вершине коренного берега р. Камы, 19 V 1997, А. Пузырев, О. Баранова.

Одно из самых северных местонахождений вида в регионе. Новый вид для флоры УР и всего междуречья в целом. Определен Н. Н. Цвелевым, за что автор ему очень признательна.

* *Tephroseris palustris* (L.) Reichenb. В гербарии ВПУ хранился один экземпляр со следующей этикеткой: «*Senecio integrifolius* (L.) Clairv., окрестности д. Мал. Конып, луг, 10 VI 1964, Г. Пономарева». Этот вид отмечен на территории ВКМ только на юге Удмуртии (Баранова и др., 1992).

* *Tillaea aquatica* L. Верхнекамский р-н, г. Кирс, песчаный берег Большого Кирсинского пруда, 14 VIII 1999.

Новый аборигенный вид для Кировской обл. и всей территории междуречья.

* *Trifolium campestre* Schreb. Один гербарный лист этого вида (определенного как *T. aureum* Poll.) обнаружен в КОМ из Арбажского р-на: «окрестности д. Петухи, луг, 15 VII 1964, Созинова».

Вероятно, заносный вид. В Удмуртии изредка встречается на суходольных лугах в южных районах (Баранова и др., 1992).

* *Viola accrescens* Klok. Вятско-Полянский р-н, в 2 км северо-западнее пос. Ямное, пойменный луг на левом берегу р. Вятки, 10 VI 1999.

Лесостепной вид, изредка произрастает в ВКМ на пойменных лугах р. Камы в Удмуртии (Баранова и др., 1992).

V. palustris L. Отмечен в местах в Верхнекамском р-не в окрестностях г. Кирса (на сфагновом болоте по берегу Большого Кирсинского пруда и на переходном болоте в 2 км севернее, 14 VIII 1999).

Ранее указывался для Кировской обл., только Б. А. Федченко (1906).

Образцы указанных выше видов растений, собранных нами, хранятся в гербарии кафедры ботаники и экологии растений Удмуртского университета. Дублетные образцы новых видов переданы в LE.

Авторы выражают глубокую благодарность А. Н. Сенникову, В. Г. Папченкову за определение растений, а также Р. В. Камелину, Н. Н. Цвелеву, А. Е. Грабовской, В. В. Никитину за просмотр правильности определений ряда видов и А. Н. Пузыреву за любезно предоставленные гербарные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров Ф. А. Новые и редкие для Кировской области виды растений // Материалы исследований по флоре и растительности. Киров, 1972. С. 28—30.

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. О новых флористических находках в Удмуртии // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1164—1167.

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Флора национального парка «*Нечкинский*» // Вестн. Удмурт. ун-та. 1999. № 5. С. 92—113.

Баранова О. Г., Пузырев А. Н., Ильминских Н. Г., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Баранова О. Г., Рогова Т. В., Бакин О. В. Флористические находки в Республике Татарстан, Россия // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 148—152.

Баранова О. Г., Тарасова Е. М. О новых и редких растениях во флоре Вятско-Камского региона // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 110—113.

Киселева Т. М., Тарасова Е. М. К анализу редких и охраняемых растений юга области // Муниципальные проблемы природопользования. Кирово-Чепецк, 1994. С. 30—31.

Крылов П. Н. К флоре Вятской губернии // Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казан. ун-те. 1885. Т. 14. Вып. 1. С. 1—131.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 2. 304 с.

Сергеев В. С. Флора области Вятско-Камских берегов // Перм. губ. ведомости. 1868. 24 февр. (№ 16)—21 дек. (№ 102).

Рогова Т. В. Гулявник сжатый *Sisymbrium strictissimum* L. // Красная книга Республики Татарстан. Казань, 1995. С. 242—243.

Тарасова Е. М. Новые виды для флоры Кировской области // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 93—96.

Тарасова Е. М. Новые и редкие для Кировской области сосудистые растения с территории Государственного природного заповедника «Нургуш» // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 141—144.

Федченко Б. А. Дополнение к флоре Вятской губернии // Изв. СПб. бот. сада. 1906. Т. 6. Вып. 3. С. 103—104.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Meyer C. F. Florula Provinciae Wiatka, oder Verzeichniss der im Gouvernement Wiatka gesammelten Pflanzen // Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches, S. Pt., 1848. 5, Lief. H. 17—70.

Удмуртский государственный университет
Ижевск

Получено 10 XII 1999

SUMMARY

New records of 43 plant species in the Vjatka-Kama interfluve are presented.

УДК 581.9 (211—17)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 9

© А. Е. Катенин

НАХОДКА *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* (*CERATOPHYLLACEAE*) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНОМ СЕКТОРЕ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

A. E. KATENIN. THE FIRST RECORD OF *CERATOPHYLLUM DEMERSUM* (*CERATOPHYLLACEAE*) IN FAR EASTERN SECTOR OF RUSSIAN ARCTIC

Охарактеризованы условия произрастания нового для флоры Чукотской тундры вида водного растения *Ceratophyllum demersum*. Рассмотрены возможные причины столь сильного удаления этого местонахождения от основного ареала вида.

Ключевые слова: флора, Чукотка, *Ceratophyllum demersum*, ареал.

При описании растительности в нижнем течении р. Курупки на юго-востоке Чукотского п-ова в августе 1987 г. было собрано водное растение, принятое за *Myriophyllum*. Позже это растение было определено Н. Н. Цвелевым как *Ceratophyllum demersum* L.

Роголистник погруженный *Ceratophyllum demersum* — погруженное свободно плавающее водное растение, поселяющееся в озерах, медленно текущих речках и водохранилищах (Белавская, 1994), космополитный вид (Алехин, 1938). Согласно E. Hulten (1968), он распространен в бореальной области Евразии и Северной Америки и избегает аридных областей этих материков. В северном полушарии роголистник встречается также в Южной Индии, на Филиппинских о-вах, в Центральной Африке, Мексике, Центральной Америке и в Вест-Индии. В южном полушарии он произрастает в Южной Америке и Австралии.

Наша находка роголистника — первая в дальневосточном секторе российской Арктики (рис. 1) и самое северное местонахождение этого вида на Дальнем Востоке (64°41′ с. ш.).

Роголистник на Чукотке произрастает в пределах Колючинского округа Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской флористической провинции (Юрцев и др., 1979) и в пределах южного варианта подзоны гипоарктических тундр (Katenin, 1990).

На Дальнем Востоке роголистник ранее был отмечен только в южных частях Амурской обл., Хабаровского и Приморского краев (Цвелев, 1988). Самыми северными местонахождениями этого вида здесь являются: район слияния рек Зея и Селемджа (51°30′ с. ш.), низовье р. Амур (53°30′ с. ш.), центральная часть о-ва Сахалин, в верховье р. Тымь (51° с. ш.). По данным Hulten (1968) и А. П. Белавской (1994), роголистник произрастает на о-ве Кунашир (44° с. ш.).

На Чукотском п-ве роголистник растет в нижнем течении р. Курупки в 10 км от берега Анадырского залива Берингова моря (рис. 2). Р. Курупка прорезала отроги гор, сложенных породами основного состава, подмыла моренные отложения и повернула на восток, образовав обширный участок высокой поймы. На склоне высокого коренного берега южной экспозиции над этим участком поймы регулярно образуется большой снежник. На части этого склона юго-восточной экспозиции сформировалась криоксерофитная растительность. Здесь в растительных сообществах господствуют или часто встречаются *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag., *Carex obtusata* Liljebl., *Poa glauca* Vahl, *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol., *Luzula beringensis* Tolm., *Salix glauca* L. subsp. *glauca*.

У подножия крутого склона коренного берега протекает ручей, собирающий воду с пойменной террасы и от тающего снежника, благодаря чему он функционирует постоянно. В русле ручья в 50 м от его устья, в месте находки роголистника, были отмечены следующие растительные сообщества, перечисленные в порядке расположения их сверху вниз по течению: лютиково-арктофилово-зеленомошное (Arctophila fulva – Ranunculus gmelinii – Drepanocladus sp.) — выше роголистникового; разнотравно-злаковое с зелеными мхами (Arctophila fulva + Pleuropogon sabinii – Ranunculus reptans – Musci) — рядом с роголистниковым; злаково-разнотравно-роголистниковое

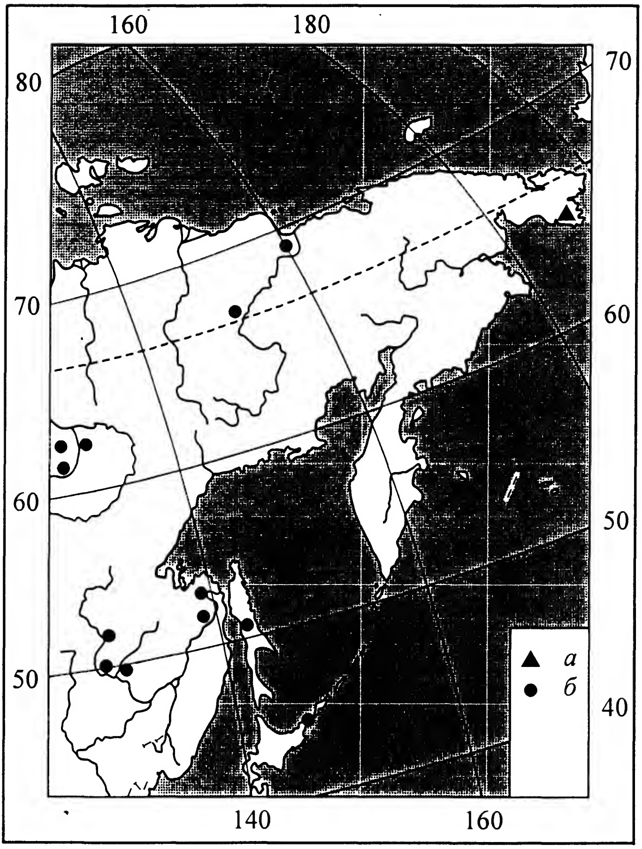


Рис. 1. Распространение *Ceratophyllum demersum* на российском Дальнем Востоке.

По: Цвелеву, 1988; с добавлениями по: Hulten, 1968, и по данным автора. *а* — новое местонахождение на Чукотском п-ове, *б* — известные ранее наиболее северные места произрастания этого вида.

(Ceratophyllum demersum – Ranunculus gmelinii – Hippuris vulgaris+Arctophila fulva) и пушицево-осоковое (Carex concolor + Eriophorum polystachion) — ниже роголистникового.

Сообщество роголистника вытянуто вдоль русла на 8 м и имеет ширину 3 м. Во время описания растительности, в конце лета, глубина воды в этом месте равнялась 20 см. Над водой на 10 см возвышались вегетативные побеги *Hippuris vulgaris* и *Arctophila fulva*, а в прибрежной части сообщества на дне ручья рос лютик. Общее покрытие надводных частей растений равно 25 %. Спутанные растения роголистника образуют подводный ярус сомкнутостью до 60 %.

Основываясь на полевых наблюдениях, можно дать экологическую характеристику места произрастания роголистника. Здесь, как и везде в долинах больших рек в Арктике, нет вечной мерзлоты. Это место хорошо защищено от западных, северо-западных и северных ветров коренными берегами высотой до 40 м и горами, находящимися с северо-запада и востока на расстоянии 3—5 км. Мощные скопления снега не дают промерзнуть грунту и воде в глубоких водоемах. Раннее стаивание снега не вызывает сокращения вегетационного периода у обитающих здесь растений. К этому надо добавить хорошее нагревание солнцем склонов коренного берега. В течение длительного времени здесь существует глубокий водоток, в прошлом — русло реки, проходившее под склоном коренного берега. В таких условиях роголистник, попавший сюда, возможно, во время потепления климата, мог сохраниться до наших дней.

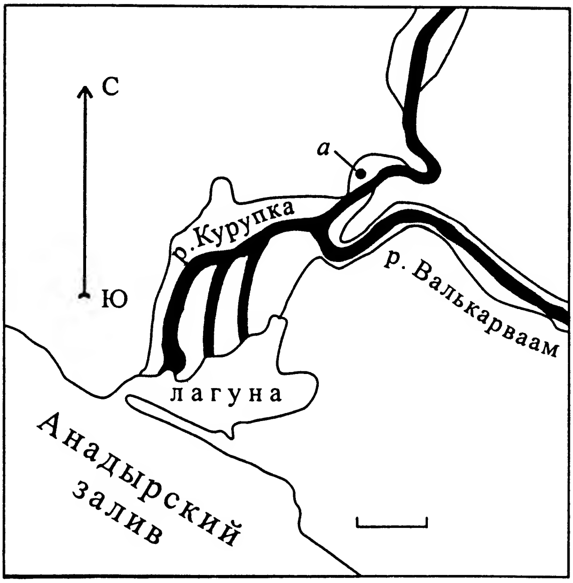


Рис. 2. Место находки *Ceratophyllum demersum* на юго-востоке Чукотского п-ова (*а*) на высокой пойменной террасе в излучине р. Курупка.

Масштабная линейка — 2 км.

Ближайшее к чукотскому место произрастания роголистника находится на Аляске, в низовье р. Ноатак (67°20′ с. ш.), и удалено от него на 600 км (Hulten, Fries, 1986). Самым близким к чукотскому в Азии является местонахождение в низовье р. Колыма, в районе Походска (Определитель..., 1974): расстояние 1200 км, а ближайшее на Дальнем Востоке — в низовье Амура: расстояние 2900 км от чукотского.

Возможны несколько вариантов объяснения произрастания роголистника так далеко к северу от его основного ареала и от других островных мест его произрастания в Арктике. Очень вероятно, что такая ситуация является лишь следствием слабой изученности более южных обширных и труднодоступных территорий. Она могла возникнуть в результате периодических случайных заносов роголистника перелетными птицами из более южных районов и закрепления его в самых подходящих местах. Она может быть и следствием сокращения некогда обширного ареала вида из-за ухудшения климата и сохранения изолированных частей ареала в местах с наиболее благоприятными условиями.

Несомненно, будут обнаружены новые места произрастания этого вида в таежных и тундровых районах Хабаровского края, Магаданской обл. и Чукотского авт. округа. Однако надо учесть, что в некоторых перечисленных выше регионах действительно нет роголистника не из-за сурового климата, а из-за отсутствия подходящих для его произрастания условий в гористой местности, где нет широких речных долин и медленно текущих рек, нет межгорных котловин с большими непромерзающими озерами.

Зачатки роголистника могли быть занесены и, возможно, заносятся и сейчас на Чукотку из Аляски или Приморского края перелетными птицами. При этом более вероятен североамериканский вариант, так как на Чукотке летом гнездятся птицы, прилетевшие главным образом из Америки через Берингов пролив. Поэтому у нас есть основание считать, что чукотская популяция роголистника генетически ближе аляскинской, чем нижнеколымской и нижнеамурской.

С другой стороны, присутствие в восточной части Чукотского п-ова большого количества аляскинских видов растений палеогеографы и ботанико-географы объясняют многократным формированием сухопутных связей между Азией и Северной Америкой в районе Берингии в периоды оледенения (Хопкинс, 1976; Юрцев, 1976). Поэтому мы считаем, что роголистник в восточной части Чукотского п-ова является реликтовым видом и его изолированное местообитание является частью некогда обширного ареала, объединявшего чукотскую и аляскинскую популяции.

В нижнем течении р. Курупки есть местообитания, которые по положению в ландшафте более соответствуют обычным местам произрастания роголистника, чем то, в котором мы его обнаружили. Ниже места находки роголистника р. Курупка выходит на равнину и впадает в лагуну. На равнине она делится на несколько русел, замедляет течение и образует острова с озерами. Однако сейчас там роголистник не найден, вероятно, из-за образования вечной мерзлоты на высоких островах и промерзания до дна мелких русел и озер зимой. Возможно, в периоды потепления климата роголистник был расселен по всему нижнему течению реки и лишь позже сократил свой ареал.

На примере роголистника видно, что реликтовые виды на северных пределах своего распространения встречаются в местообитаниях, нетипичных для них на территории их основного ареала, и отсутствуют, казалось бы, в оптимальных для них местах. Эта ситуация подтверждается и особенностями местообитания тополя бальзамического, найденного на востоке Чукотского п-ова (Катенин, 1980, 1993). На юго-востоке Чукотского п-ова этот американский вид тополя рос в форме низкого (30—40 см выс.) стланикового кустарника на склоне горы на щебнистой осыпи на высоте около 400 м над ур. м. Он отсутствовал в долине реки, протекающей у подножия этого склона, несмотря на то что на Аляске этот тополь растет главным образом в долинах рек и на равнинах.

На северо-востоке Чукотского п-ова тополь рос в виде кустарника 1.5 м выс. в верхней части склона коренного берега к пойме реки, но отсутствовал в нижней части этого склона (там росли ивы) и в пойме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. География растений. М., 1938. 328 с.

Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). СПб., 1994. 64 с. (Тр. БИН РАН; Вып. 11).

Катенин А. Е. Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Vuburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421.

Катенин А. Е. Вторая находка *Populus balsamifera* (*Salicaceae*) на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 104—112.

Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, 1974. 543 с.

Хопкинс Д. М. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 9—27.

Цвелев Н. Н. Сем. 36. Роголистниковые — *Ceratophyllaceae* S. F. Gray // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 2. С. 28—29.

Юрцев Б. А. Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976, С. 101—120.

Юрцев Б. А., *Петровский В. В.*, *Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122.

Hulten E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.

Hulten E., *Fries M.* Atlas of North European vascular plants. Koenigstein, 1986. Vol. 1. 498 p.

Katenin A. E. The peculiarities of vegetational zonation of the Chukotka peninsula // Arctic research, advances and prospects. Moskow, 1990. Pt 2. P. 253—255.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 XII 1999

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58.007

А. К. Сытин

ИОГАНН ФОН БЁБЕР (1746—1820), ЗАБЫТЫЙ ПЕТЕРБУРГСКИЙ КОЛЛЕКТОР

A. K. SYTIN. JOHANN VON BOEBER (1746—1820), A FORGOTTEN COLLECTOR FROM ST. PETERSBURG

Содружество профессиональных ученых с любителями естествознания благотворно влияло на развитие отечественной науки в XVIII в. Медики, офицеры, священники, миссионеры, дипломаты, чиновники, образованные помещики иногда оказывались весьма тонкими наблюдателями природных явлений. Редкие растения, животные и минералы, добытые с немалыми трудностями в морских путешествиях, на театрах военных действий, во время служебных разъездов по тряским российским дорогам, существенно обогатили науку. Немногие из этих странствующих энтузиастов, снискав признание в ученых кругах, всецело посвятили себя профессиональной научной деятельности, как например X. Ф. Стефан или Ф. Маршалл фон Биберштейн, ставшие превосходными ботаниками. Некоторые, как знаменитый русский садовод, агроном и помолог А. Т. Болотов, состояли членами-корреспондентами Вольного экономического общества (ВЭО) и делились опытом познания природы в его «Трудах...». Подобно пчелам, приносящим нектар и пыльцу в улей (такова была эмблема ВЭО), его члены, согласно уставу, добывали разнообразные сведения о том, «каким образом натуральные произращения с пользою употребляемы», ради «приращения в государстве народного благополучия».

Известно, что многие иностранцы, признавая Россию своим вторым отечеством, бескорыстно заботились о благоустроении ее сельского хозяйства, лесов и вод. Осваивать пустующие земли по приглашению Екатерины Великой вызвались члены общины гернгутеров, основавшие близ г. Царицына на Волге знаменитую Сарепту, и колонисты-переселенцы из Германии, заложившие основы аграрной культуры в пустынных степях северного Причерноморья. Многие из этих серьезных и наблюдательных людей были хорошими натуралистами. Один из них, российский немец Иоганн фон Бёбер, деятельный сотрудник ВЭО и член-корреспондент Петербургской академии наук, достоин благодарной памяти ботаников (рис. 1).

Занимая должность инспектора 2-го Кадетского корпуса, Бёбер был незаурядным натуралистом и коллектором, обладавшим значительным естественнонаучным собранием. Его коллекция насекомых насчитывала около 6000 экземпляров и была признана одной из лучших в Европе. Бёбер известен и как влиятельный деятель русского масонства. Накануне войны с Наполеоном русские вольные каменщики признали воинскую доблесть величайшей из добродетелей. Утверждаемый ими возвышенный идеал служения Отечеству вдохновлял победителей войны 1812 г.,[1] многие из которых впоследствии стали декабристами. Его разделял и молодой государь Александр I. По преданию, император был посвящен в братство в 1803 г.,

---

[1] Среди них и сын Бёбера — Петр Карл фон Бёбер, военный топограф и боевой офицер, участник сражений под Бородиным, Тарутиным, Малоярославцем и Бауденом, награжденный многими орденами и золотой шпагой за храбрость. Он умер в 1813 г. от ран и контузий.

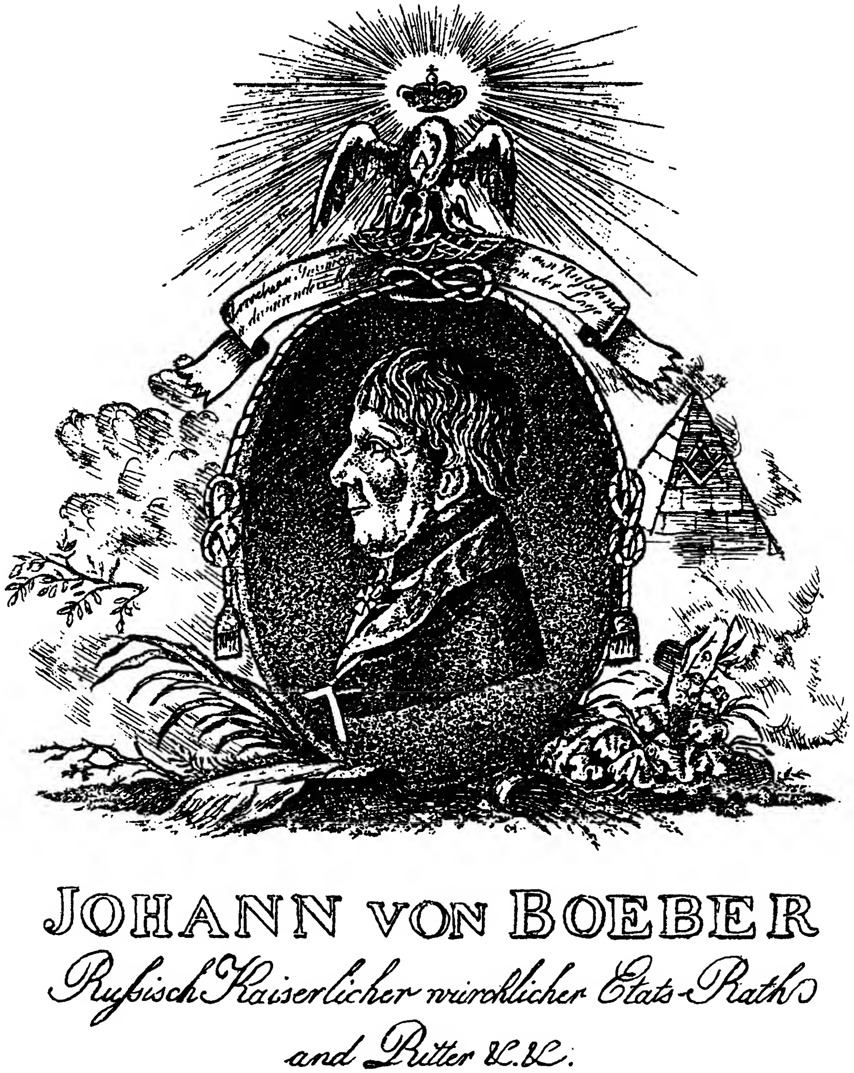


Рис. 1. Портрет Иоганна фон Бёбера с гравюры Фридриха Дюрфельдта, выполненной в 1811 г. (по: Соколовская, 1915).

Иоганн фон Бёбер изображен с наугольником Великого Мастера на орденской ленте, висящим на шее. Вокруг помещены атрибуты масонства: обвивающий овальный портрет витой шнур (кутас) — эмблема живой цепи, соединяющей ложи вольных каменщиков; три узла в виде восьмерки (пифагорейской эмблемы вечности) — напоминание о позорной казни на виселице рыцарей-храмовников, ожидающей искупления; пирамида — символ древности герметического знания, уходящего корнями в Египет; наугольник и циркуль — широко известные символы масонства (по просветительской доктрине — строительства, провидящего план Творца Мироздания); ветвь акации — символ солнца, Спасителя мира, неумирающей жизни и природы. Композицию увенчивает эмблема масонской ложи «Александра благотворительности к Коронованному Пеликану», открытой 11 октября 1805 г. и возглавленной самим Бёбером (значение этой эмблемы основано на фантастическом истолковании живого наблюдения над кормлением птенцов пеликанами: во времена античности и средневековья полагали, что они питают детенышей кровью своего сердца, что стало известной аллегорией самопожертвования).

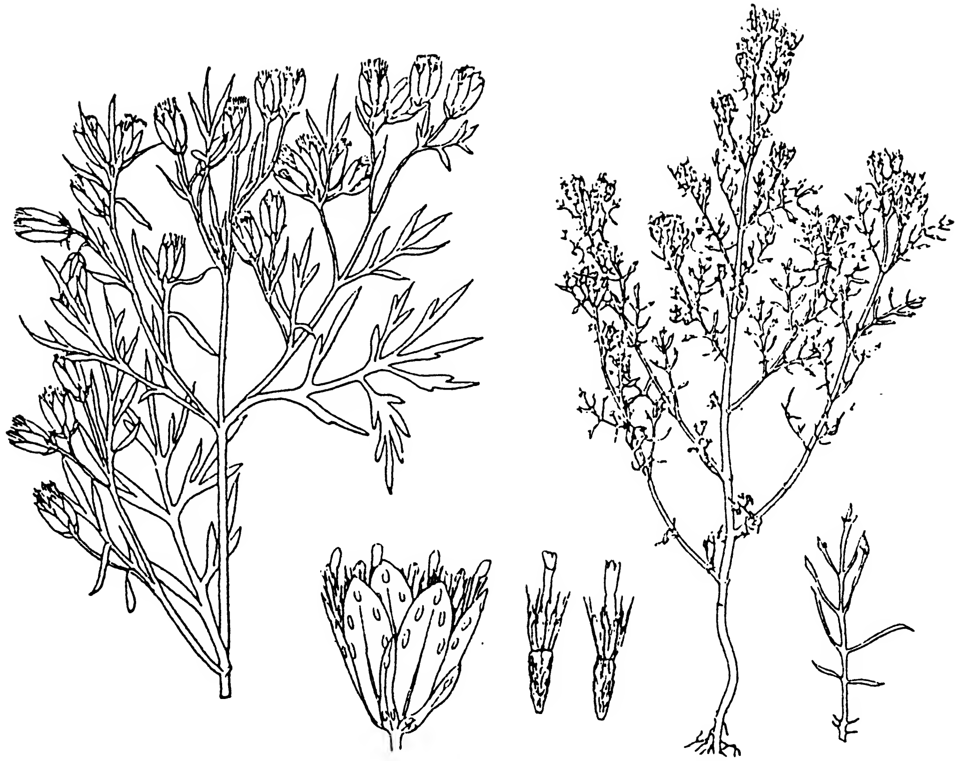


Рис. 2. *Dyssodia papposa* (=*Boebera chrysanthemoides*).
По: Britton, Brown, 1913 : 513; Cronquist et al., 1955 : 158 (fig. 159).

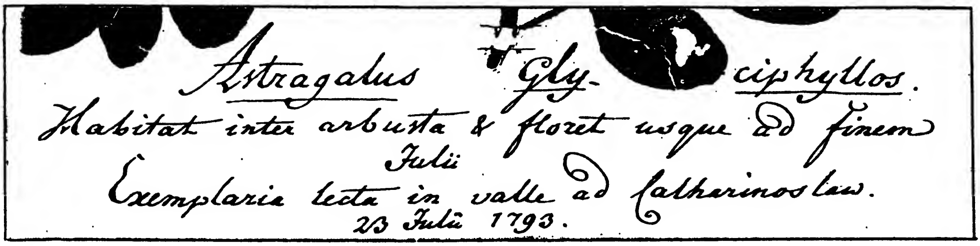
после беседы с И. В. Бёбером состоявшейся во время личной аудиенции (Русский..., 1900 : 623).

Высокое положение в масонской иерархии предопределяло связи Бёбера со многими выдающимися современниками, но обет молчания требовал соблюдения строжайшей секретности в переписке. Вот почему в биографии этого человека много загадочных пробелов. А между тем как натуралист он был известен. Он удостоился чести передать свое имя роду растений. Берлинский профессор Карл Людвиг Вильденов, придав статус рода американскому растению из семейства сложноцветных, назвал его *Boebera chrysanthemoides* Willd. (рис. 2) — «Nominavi in honorem botanici Russici Clariss. de Boeber, Equitis» (Willdenow, 1803 : 2126). Интересно и то, что это растение[2] под названием *Boebera papposa* в начале XIX в. выращивалось в Петербурге на Елагином о-ве. Оно значилось в каталоге частного ботанического сада графа Г. В. Орлова, составленном его садовником Питером Баком и изданном в Лондоне под редакцией известного исследователя флоры Северной Америки Фредерика Пурша (Buck, 1815 : 10).

Почему Вильденов назвал именем «знаменитого русского ботаника» растение, собранное французским путешественником Andre Michaux в североамериканском штате Иллинойс? Может быть, потому что Бёбер особенно интересовался предста-

---

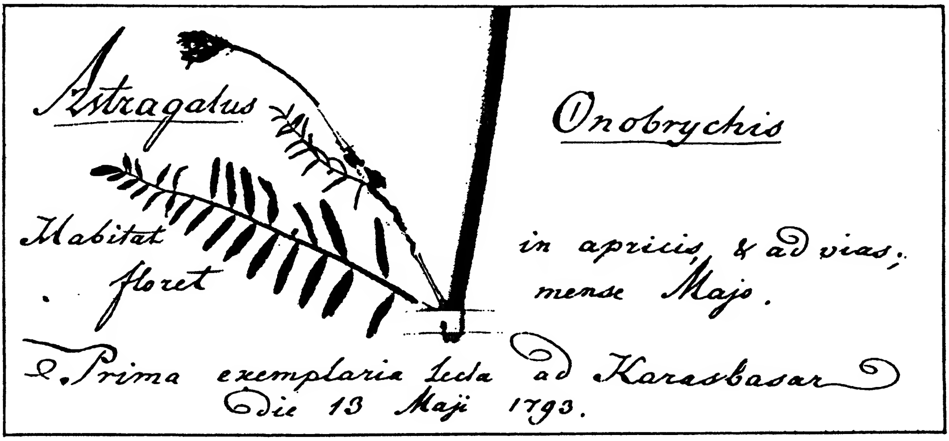
[2] Это растение, впервые изображенное в «Description des plantes nouvelles et peu connues» (Ventenat, 1801 : pl. 36) и описанное на французском языке E. P. Ventenat под названием *Tagetes papposa* Vent., называется ныне *Dyssodia papposa* (Vent.) Hitch. 1891, Trans. Acad. Sci. St. Louis, 5 : 503, но еще в начале XX в. фигурировало под родовым названием *Boebera*. Это однолетнее растение, близкородственное родам *Gaillardia* и *Tagetes*, обитает на сухих равнинах США от Огайо до Миннесоты, в штатах Монтана, Луизиана и Аризона, как сорняк проникает в соседние штаты и Канаду (Онтарио), где известен под названием «Prairie-dogweed» (Britton, Brown, 1913; Cronquist, 1955).



Astragalus Gly-ciphyllos.
Habitat inter arbusta & floret usque ad finem
Julii
Exemplaria lecta in valle ad Catharinoslaw.
23 Julii 1793.

Рис. 3. «*Astragalus glycyphyllos* [L.]. Habitat inter arbusta & floret usque ad finem Julii. Exemplaria lecta in valle ad Catharinoslaw. 23 Juli 1793».

Автограф И. В. Бёбера



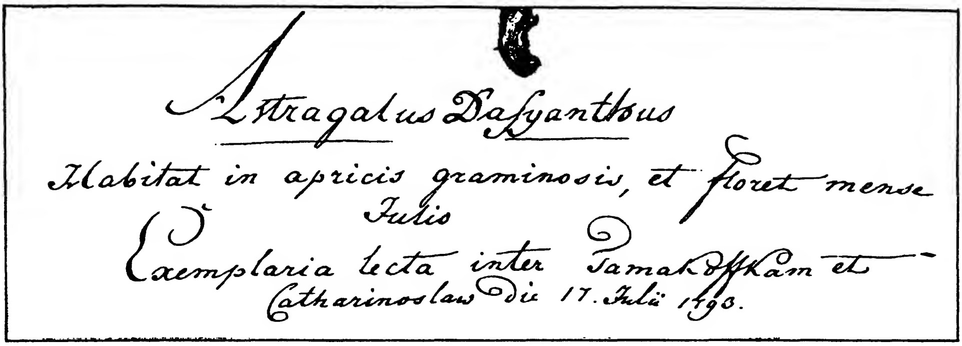
Astragalus Onobrychis
Habitat in apricis, & ad vias;
floret mense Majo.
Prima exemplaria lecta ad Karasbasar
die 13 Maji 1793.

Рис. 4. «*Astragalus Onobrychis* [L.]. Habitat in apricis & ad vias; floret mense Majo. Prima exemplaria lecta ad Karasbasar dic 13 Maji 1793» (LE).

Автограф И. В. Бёбера

вителями сем. *Compositae*? Среди посланных им в Берлин образцов полыней оказались неизвестные науке виды. По крымским сборам Бёбера Вильденов описал *Artemisia taurica* — один из доминантов южных степей Восточной Европы, а с меловых склонов р. Донца — *A. nutans*. Названия этих видов были действительно обнародованы в том же 3-м томе «Species plantarum...». А может быть, потому что Бёбер был одним из сторонников равенства и справедливого общественного устройства, чьи надежды тогда устремлялись к Новому Свету? Мы вправе предполагать, что языком ботанических эпонимов могла быть высказана криптограмма, понятная лишь посвященным.

Идентификация почерка Бёбера стала возможной благодаря образцам, хранящимся в гербарии Ботанического сада и Ботанического музея Берлин-Далема, в коллекции К. Л. Вильденова (B-WILLD). Изучая автентики Вильденова в октябре 1996 г., я обратил внимание на фамилию коллектора — «Boeber», написанную в скобках рукою Вильденова на этикетке образца собранного в Крыму астрагала. Этот опубликованный мной автограф (Сытин, 1997 : 156) позволил установить тождество почерка на нескольких гербарных листах, (рис. 3—5), собранных неизвестным коллектором, которые любезно передала мне Г. Ю. Конечная осенью 1998 г. из дублетного фонда гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). Характерный почерк, а также географические пункты, указанные на этикетках, не оставляли сомнения в том, что растения были собраны И. Бёбером. Подпись самого Бёбера, заверяющего текст письма, адресованного им Ф. К. Маршаллу Биберштейну, ориги-



Astragalus Dasyanthus
Habitat in apricis graminosis, et floret mense Julis
Exemplaria lecta inter Tamakofskam et Catharinoslaw die 17. Julii 1793.

Рис. 5. «*Astragalus dasyanthus*. [Pall.] Habitat in apricis graminosis, et floret mense Julis. Exemplaria lecta inter Tamakofskam et Catharinoslaw dic. 17. Julii 1793».

Автограф И. В. Бёбера

нал которого хранится в Санкт-Петербургском филиале Архива РАН (ПФА РАН. Ф. 65. Оп. 2. Д. 1) также идентична по почерку с предыдущими (рис. 6).

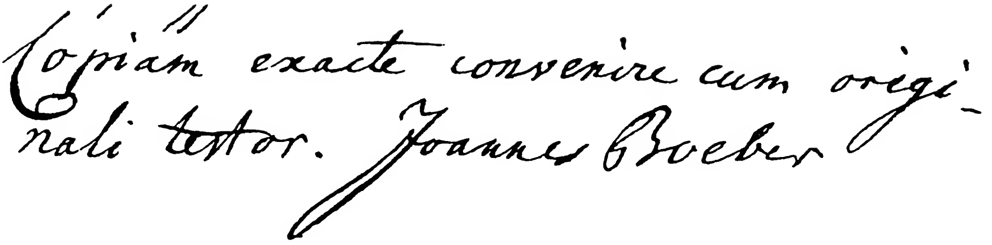
Шесть образцов астрагалов и один остролодочник плотно приклеены всей поверхностью к листам бумаги голубовато-серого оттенка. Водяные знаки с датой изготовления «1794» заметны на нескольких листах. Размеры листов составляют 33 × 21 см. Каждый образец этикетирован, причем текст написан не на отдельном ярлыке, а непосредственно в нижней части листа, под наклеенным экземпляром растения. Надписи сделаны крупным и разборчивым почерком тушью или черными чернилами. Указаны название вида (часто вписанное позднее), а также место сбора, характер местообитания и дата. Фамилия коллектора везде отсутствует.

В Германии сведений о Бёбере мне найти не удалось. Информация о нем отсутствует как в «Taxonomic literature» F. A. Stafleu и R. Cowan (1976), так и в «Supplement II» этого издания (Stafleu, Mennega, 1993). Однако список ботанических трудов Бёбера приводит С. Ю. Липшиц (1947).

Петербургский академик П. С. Паллас в своих сочинениях неоднократно упоминал о видах растений и животных, найденных Бёбером. В известной монографии «Species astragalorum» (Pallas, 1800[—1803]), среди нескольких местонахождений *Astragalus dasyanthus* Pall. — весьма редкого растения, впервые собранного им самим между реками Иловля и Медведица (притоками Дона) в 1774 г. Паллас называет и образец этого астрагала, найденный Бёбером на известняках по берегу Днепра ниже Берислава («in incisuris calcareis ripae Borysthenis, paulo supra Berislav»; Pallas, 1800[—1803] : 79). Возможно, Паллас видел и воспроизведенный здесь образец, но текст этикетки, не соответствующий обозначенному в монографии, формально не дает основания считать его автентиком (рис. 5).

Мы приводим некоторые сведения об И. В. Бёбере, собранные из разных источников. Johann Boeber, называемый в России Иваном Васильевичем, родился 22 декабря 1746 г. в Веймаре (Германия). По прибытии в Петербург он недолгое время преподавал в Петербургской Петропавловской школе, а с 1783 г. занимал должность инспектора классов 2-го кадетского корпуса. Директор училища, граф П. И. Мелиссино, расширил программу старейшей воинской школы, готовившей военных инженеров и артиллеристов, введя в учебный курс географию и естественную историю, преподавание которых было поручено Бёберу (Жерве, Строев, 1912 : 107). Очевидно, в это время он занимался гербаризацией в окрестностях столицы, так как Г. Ф. Соболевский (Sobolevsky, 1799) в своей «Flora Petropolitana» неоднократно цитирует виды растений, найденные Бёбером.

Известно, что Бёбер был чрезвычайно трудолюбив и очень начитан. В его библиотеке имелись редчайшие сочинения, в том числе древнейшие рукописи (Соколовская, 1915 : 262). Он интересовался оккультными науками, в особенности



Copiam exacte convenire cum originali testor. Joannes Boeber

Рис. 6. Подпись И. Бёбера из письма Ф. Маршаллу Биберштейну: «Copiam exacte convenire cum originali testor Joannes Boeber» (ПФА РАН).

учением Эммануила Сведенборга, но имел основательные познания в математике и естествознании. Многозначителен факт из истории изучения знаменитого аэролита «Палласово железо». Частицы многопудовой глыбы, вывезенной Палласом с берегов Енисея, ценились знатоками почти как священные реликвии еще до того, как физик-акустик Э. Ф. Ф. Хладни[3] в 1794 г. доказал космическое происхождение самородного железа, и его учение о метеоритах открыло новую страницу в познании Вселенной. Мельчайшие фрагменты этого минералогического раритета доставлялись лишь самым почетным коллекционерам при посредничестве Бёбера (Еремеева, 1982 : 31).

Таким образом, причастность этого малозаметного в истории науки лица к одному из величайших открытий XVIII в., свидетельствует о связях науки того времени с кругам адептов гностического учения.

Известно, что Екатерина II смотрела на деятельность масонских лож в обеих столицах очень неблагосклонно, считая ее вредной для существующего порядка, а потому не приходится удивляться, что в 1792 г. Бёбер был переведен из Петербурга в Екатеринославское наместничество на должность директора училищ (Жерве, Строев, 1912 : 107). Однако следует заметить, что созидательный пафос освоения юга России, по замыслу тогда уже покойного светлейшего князя Г. А. Потемкина-Таврического, находил живой отклик в масонских кругах, особенно среди лиц, склонных к утопическим социальным проектам, а потому годы, проведенные Бёбером на Украине, были полны воодушевления и деятельности.

Отправляясь к месту назначения осенью 1792 г., Бёбер следовал почтовым трактом через Москву, Тулу, Мценск, Курск, Белгород, Харьков и Кременчуг. По мере движения на юг он замечал появление новых видов растений и составлял их списки. Нетривиальные виды, которые он указывает, свидетельствуют о его наблюдательности. Если Бёбер не знал названия вида, то приводил краткое латинское описание растения (Boeber, 1793a). Эту небольшую заметку (Boeber, 1793a) опубликовал П. С. Паллас в своем сериальном издании «Neue Nordische Beiträge».

В Екатеринославе (ныне г. Днепропетровск, Украина) Бёбер, исследовал флору и фауну (главным образом насекомых). Составленный им список растений включает в себя 1101 вид (Boeber, 1793b). К сожалению, этот перечень лишен аннотаций и в нем не обозначены географические пункты местонахождений растений, которые Бёбер отмечал во время частых разъездов не только по Екатеринославскому наместничеству, но и по Крыму, а потому значение этого списка для науки невелико. Свой предварительный флористический эскиз Бёбер надеялся продолжить созданием «Flora catharinoslaviensi-taurica». Этот замысел не осуществился, хотя разрозненные листы его гербарной коллекции (для того времени хорошо этикетированные) свидетельствуют о серьезности его намерений.

---

[3] Э. Хладни (Chladni E. F. F.) — немецкий физик венгерского происхождения; род. 30 ноября 1756 г. в Виттенберге (Саксония) — ум. 3 апреля 1827 г. в г. Бреслау (ныне Вроцлав, Польша).

Учащавшиеся засухи, вредившие урожаям на юге России, Бёбер связывал с исчезновением лесов, по его свидетельству, некогда господствовавших в окрестностях Екатеринослава и смягчавших климат. «Изобильнейшие и густые леса, коих мы еще там очевидные следы встречаем, где ныне в больших пространствах ни одного дерева не видно, наисильнейше сопротивлялись осенью и весною всеопустошающим восточным и северным ветрам, ⟨...⟩ ограждая внешнюю земную кору от жестокого мороза. Многие растения многолетние, кои любитель ботаники теперь токмо как некоторые особенные редкости замечает, произрастали во множестве в щедрой почве», — сообщал он в письме, опубликованном в «Трудах ВЭО» (Бёбер, 1795 : 190).

Надеясь интродуцировать в украинские степи некоторые виды экзотических деревьев, Бёбер создал дендрарий, в котором выращивал выписанные им из Берлина, от садовода фон Бургсдорфа, саженцы бигнонии, катальпы, гледичии, белой акации, красной шелковицы, тюльпанного дерева, тополей (бальзамического и осокоря), белого дуба и сахарного клена. Особенно важной казалась ему культура сумаха (*Rhus coriaria* L.), использовавшегося как дубитель в кожевенной промышленности. Одним из первых Бёбер начал опыты по степному лесоразведению и изучению чернозема. Он описал характерные признаки и свойства этой почвы и указал, что «чернозем большей частию состоит из перегнивших растений» (Бёбер, 1795 : 179).

В 1793 г. Бёбер путешествовал по Крыму. Гербарные этикетки сохранили даты и пункты его маршрута. 2 мая он был в Симферополе, с 6 по 13 мая собирал растения в окрестностях Карасубазара (ныне г. Белогорск) (рис. 4), 30 мая совершил восхождение на гору Чатыр-даг. По-видимому, он посетил и южную часть полуострова, так как его удивило странное несоответствие богатства флоры этого района Крыма с бедностью его энтомофауны (Бёбер, 1794).

Во время поездки Бёбер мог познакомиться с двумя видными знатоками естественной истории Крыма: крупным чиновником крымской администрации и натуралистом К. И. Габлицем и бароном Фридрихом Маршаллом фон Биберштейном, который служил в то время адъютантом у графа М. В. Каховского, успешно совмещая должностные обязанности с изучением флоры. Однако эти возможные встречи — всего лишь предположения, как и его свидание с Палласом в следующем, 1794 г. в Елизаветграде (ныне г. Кировоград), где возвращавшийся в Петербург из путешествия по южным наместничествам академик провел два летних месяца, обрабатывая дневниковые записи. Известно, что в мае 1795 г. Бёбер собирал растения на р. Донец.

Бёбер был среди авторов первых выпусков «Трудов Московского общества испытателей природы». Он публиковал здесь свои статьи по энтомологии.[4] 22 февраля 1796 г. Бёбер был избран членом-корреспондентом Петербургской академии наук.

Вероятно, уже после смерти Екатерины II он вернулся на прежнее место инспектора 2-го Кадетского корпуса, которое и занимал до самой смерти. Один из воспитанников-кадетов оставил несколько строк воспоминаний о нем: «Инспектором классов был тогда действительный статский советник Иван Васильевич Бёбер, бывший в то же время гроссмейстером масонской ложи в Санкт-Петербурге, человек высокого ума и образованности, самый благонамеренный и добрый, но уже в таких преклонных летах, с которыми деятельность несовместима, главное же, он не знал русского языка и не мог лично удостоверяться, как преподают учители в классах и как отвечают кадеты, те и другие делали из этого большие злоупотребления» (Халютин, 1858 : 623). Из свидетельства мемуариста можно сделать заключение, что педагогическое поприще Бёбера было «профанным» занятием, обычным среди масонов. Заметим в его оправдание, что некоторые заслуженные артиллеристы, получившие образование в стенах 2-го Кадетского корпуса, выйдя в отставку, посвящали свои досуги садоводству и достигли в этом занятии немалых успехов.

В ночь с 15 на 16 июля 1820 г. И. В. Бёбер скончался, и петербургские масоны почтили своего вождя пышной траурной церемонией. Панихида в лютеранской

---

[4] Среди бабочек-сатирид известен валидный род *Boeberia* Prout, описанный в 1901 г. и названный в честь Бёбера по описанному им из Сибири виду. Более 10 видов насекомых названы в честь Бёбера.

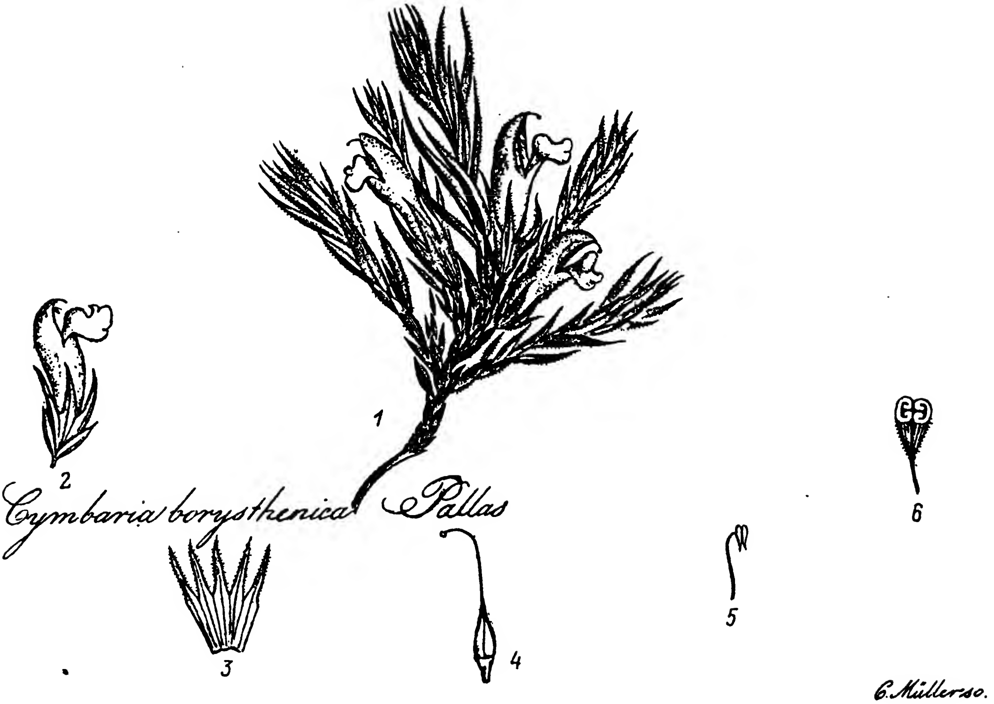


Рис. 7. *Cymbochasma borysthenica* — цимбохазма днепровская.
Иллюстрация из статьи D. Schlechtendal (1820) с первоописанием вида.

церкви Св. Екатерины завершилась скорбно-величественной кантатой, сочиненной капельмейстером Затцегофером. Погребальный кортеж следовал по тихим улицам Васильевского острова. Братья-масоны несли пред гробом похоронные жезлы, подушки с орденами, многие — «цветы и ветви лиственные». Факельное шествие привлекло огромную толпу, которая следовала за процессией до самых ворот Смоленского лютеранского кладбища. Надгробное благословение пастора Августа Гана и торжественный хор над могилой «Высокопреосвященнейшего префекта Капитула Феникса» завершили печальный обряд (Соколовская, 1915 : 294—295).

И. В. Бёбер не создал значительных научных трудов, но заслуживает признания ботаников как незаурядный коллектор. Он первым открыл новые виды, предоставив честь их описания Вильденову и Палласу. На берегу Днепра близ Берислава (Херсонская обл.) Бёбер нашел одно из самых удивительных растений Украины — *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klok. et Zoz. (рис. 7). Это реликтовое растение сейчас быстро исчезает в связи с распашкой степей. Между тем проникновение вида центральноазиатского родства в Причерноморские степи до сих пор представляется загадочным. Ближайшие местонахождения близкого вида *Cymbaria daurica* L. отмечены на Горном Алтае и в Восточном Казахстане (долина р. Бухтармы). Систематический статус обнаруженного Бёбером растения остается дискуссионным. Ныне, и по-видимому справедливо, он выделен в монотипный род *Cymbochasma*. Однако в списке Бёбера это растение значится под названием *Cymbaria daurica* (Boeber, 1793b : 162).

Паллас имел образец Бёбера в своем распоряжении. Он хорошо знал вид *Cymbaria daurica*, который наблюдал во время своего путешествия по Забайкалью в 1772 г. Это растение с крупными воронкообразными светло-лимонными цветками является подлинным украшением горных степей Бурятии, где нередко образует аспекты. Украинские растения имели более скромный облик и, заметив ряд отличий, Паллас наметил к описанию новый вид, назвав его *Cymbaria borysthenica.* Не успев действительно обнародовать его в России, он вывез образец в Берлин в составе своих гербарных коллекций. Как и многие другие виды растений, *Cymbaria borysthenica* был описан лишь после смерти академика в 1811 г. (рис. 7).

D. Schlechtendal (1820 : 109), автор публикации новоописанной *Cymbaria,* сообщал: «Другой вид этого рода, впервые открытый Бёбером, привез Паллас, по габитусу и строению всех частей он сходен с предыдущим, но отличается верхней губой венчика, по этой причине я не считаю необходимым образовать новый род. Пусть остается название, уже данное ему Палласом, — *Cymbaria borysthenica* Pallas» (пер. с лат. Н. Н. Забинковой).

Гербарий и энтомологическая коллекция И. Бёбера после его смерти, в 1823 г. поступили в Санкт-Петербургский университет. Коллекция насекомых представляла более 5600 образцов жуков и бабочек, а гербарий насчитывал 6783 вида, как было указано в прилагавшемся к нему реестре (РГИА. Ф. 734. Оп. 1. Д. 166; Ф. 732. Оп. 2. Д. 189).

Я благодарен проф. Paul Hiepko (Берлин), любезно приславшему оттиск статьи Бёбера из чрезвычайно редкого, отсутствующего в российских библиотеках издания «G. Ch. Reichs Magazin des Pflanzenreiches».

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта института «Открытое общество» Дж. Сороса (1999 г., грант OAE-818) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-48209).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бёбер И. В. О некоторых вредных насекомых в Таврии // Тр. ВЭО. 1794. Т. 49. С. 168—185.

Бёбер И. В. Примечания о различных предметах хозяйства в Екатеринославском наместничестве // Тр. ВЭО. 1795. Т. 50. С. 169—201.

Еремеева А. И. Рождение научной метеоритики. История Палласова Железа. М., 1982. 253 с.

Жерве Н. П., Строев В. Н. Исторический очерк 2-го Кадетского корпуса. 1712—1912. СПб., 1912. Т. 1. 464 с.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. М., 1947. Т. 1. А—Б. 336 с.

Русский биографический словарь. (Репринтное воспроизведение издания 1900 г.) М., 1992. Т. 2. Алексинский—Бестужев-Рюмин. 800 с.

Соколовская Т. Капитул Феникса: Высшее тайное масонское общество в России // Вестн. Имп. о-ва ревнителей истории. Пг., 1915. Вып. 2. С. 217—316.

Сытин А. К. Петр Симон Паллас — ботаник. М., 1997. 338 с.

Халютин Л. И. Воспоминания в кадетском корпусе за полвека назад // Современник. 1858. Т. 71. № 10. Отд. 1. С. 630—654.

[*Boeber J.*] Schreiben des Herrn Goffrath und Studien-Director Boeber aus Ekaterinoslaw vom 25 October 1792 // Neue Nord. Beitr. 1793a. T. 6. S. 256—264.

[*Boeber J.*] Verzeichniss der Pflanzen, die von Ritter J. von Boeber in Taurien und Katharinoslavischen Gouvernement gesammelt worden sind // G. Ch. Reichs Magazin des Pflanzenreiches. Bd 1. Erlangen, 1793b. S. 154—166.

Britton N., Brown A. Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British posessions (Ed. 2). New York, 1913. Vol. 3. 637 p.

Buck P. Hortus Orloviensis; or a catalogue of plants cultivated in the island of Orloff, arranged by Frederick Pursh. London, 1815. 72 p.

Cronquist A. Vascular plants of the Pacific Northwest. Seattle, 1955. Pt 5. 343 p.

Pallas P. S. Species astragalorum... Lipsiae, 1800 [—1803]. 124 S.

Schlechtendal D. F. L. Genus *Cymbaria* revisum et emendatum // Ch. G. Nees von Esenbeck Horae physicae Berolinenses. Bonn, 1820. S. 105—116.

Sobolevsky G. Flora Petropolitana. Petropoli, 1799. 355 p.

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature. Vol. 1. A—G. Utrecht, 1976. 1136 p.

Stafleu F. A., Mennega E. A. Taxonomic literature. Supplement II. Vol. Be—Bo. Königstein, 1993. 464 p.

Ventenat E. P. Description des plantes nouvelles et peu connues. Fasc. 4. Paris, 1801. Pl. 31—40.

Willdenow C. L. Caroli a Linné Species Plantarum... Editio quarta. Vol. 3. Pt 3. Berlin, 1803. [1475—]—2409 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 I 1999

SUMMARY

A little-known Russian naturalist Johann von Boeber was born on 22 of December 1746 in Weimar (Germany) but he mainly lived in St. Petersburg. He died there on July 15 1820. He was a correspondent of P. S. Pallas and C. L. Willdenow. The genus *Boebera* Willd. (*Compositae*) was named in honor of this eminent collector. Boeber's plant specimens were used as types of the new species *Artemisia taurica* Willd. and *A. nutans* Willd. An extremely rare plant *Cymbaria borysthenica* Pall. ex Schlecht. (= *Cymbochasma borysthenica* (Pall. ex Schlecht.) Klok. et Zoz) was discovered by Boeber near Dnepropetrovsk (formed Ekaterinoslav, Ukraine). Boeber's herbarium from South Russia, Crimea and Ukraine is kept in the Komarov Botanical Institute (LE) and the Botanical Garden and Botanical Museum, Berlin-Dahlem (B-WILLD).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 58.007

ТАТЬЯНА КОРНЕЛЬЕВНА ЮРКОВСКАЯ

(к 70-летию со дня рождения)

I. N. SAFRONOVA, T. G. POLOZOVA, O. V. GALANINA, N. M. KALIBERNOVA, I. Yu. SUMERINA. TATYANA KORNELIEVNA YURKOVSKAYA (ON THE OCCASION OF HER 70TH BIRTHDAY)

В этом году отмечается 70 лет Татьяне Корнельевне Юрковской — геоботанику, известнейшему знатоку растительности болот России (особенно европейской части), крупному специалисту в области картографии растительности.

Т. К. родилась 4 сентября 1930 г. в Ленинграде. Ее отец Корнелий Корнельевич был врачом, мать Казанская Александра Владимировна — учителем. Раннее детство прошло на 17-й линии Васильевского острова. В конце 1935 г. в связи с болезнью бабушки по рекомендации врачей семья переехала в Детское Село (г. Пушкин). Т. К. росла в интеллигентной дружной семье. Ее учили французскому языку, музыке, танцам, хорошим манерам.

Когда началась война, детский дом, где мама работала директором, был эвакуирован на Урал, в Свердловск. На Урале Т. К. училась с 4-го по 6-й класс. Педагогический состав в школе был сильным, особенно учителя географии, истории и ботаники. В конце 1944 г. Т. К. с матерью вернулись в Ленинград. Здесь Таня стала учиться в 44-й школе на Петроградской стороне, училась неровно, временами совсем плохо. Ей везло на учителей ботаники. Вероятно, именно они определили интерес к этой науке, особенно Аскадрия Ивановна — учительница ботаники в Свердловске и Нина Александровна Рудзик — знаменитый учитель Ленинграда, методист по биологии. Кроме того, Таня очень любила историю, увлекалась историей искусства, занималась в Эрмитаже в школьном кружке, где преподавали такие замечательные научные сотрудники, как Татьяна Михайловна Соколова и Нина Александровна Лившиц.

В 1948 г. Т. К. окончила 10-й класс и поступила в Ленинградский государственный университет (ЛГУ) на биологический факультет. Татьяна хотела специализироваться по ботанике (в то время о геоботанике она ничего не знала). В день открытых дверей на биологическом факультете на кафедре ботаники посетителей встречал Б. К. Шишкин, известный крупный ученый, однако говорил он довольно скучно и вяло, с плохой дикцией. Совсем иное впечатление произвел зав. кафедры геоботаники А. П. Шенников. Он ей очень понравился, а главное — наука, о которой рассказывал А. П., тоже ботаника, но изучающая не отдельные виды растений, а их сообщества — лес, луг, степь и т. д. Для Т. К. все было решено: она будет геоботаником и будет изучать лес. Распределение по кафедрам начинается с 3-го курса, но Т. К. пришла на кафедру уже на 1-м курсе, начав посещать студенческий научный кружок.

1948 г. — год лысенковщины, разгрома биологии. Тем не менее на биологическом факультете ЛГУ оставались крупные научные силы. Студенты имели возможность слушать лекции ряда прекрасных профессоров. Несомненно, первым среди них был профессор В. А. Догель (зоология), превосходный лектор и рисовальщик. Очень интересны были лекции по систематике низших растений, которые читала В. С. Шешукова-Порецкая; незабываем курс ботаники А. Л. Тахтаджяна (это был его первый курс студентов, которому он излагал свою систему). Но, безусловно, студенты не знали генетики и дарвинизма, так как эти курсы читал небезызвестный профессор И. И. Презент.

Интересны были многие практические занятия, особенно по анатомии, которые вела Т. И. Энтин, и по микробиологии. Замечательны были летние практики: по беспозвоночным в Старом Петергофе, ботаническая в пос. Саблино. В группе Т. К. Юрковской практику вела О. А. Муравьева, она была очень строга, но благодаря ей к концу 1-го курса студенты знали уже довольно много видов местной флоры и приучили свой мозг к латыни. После 2-го курса — комплексная практика в заповеднике «Лес на Ворскле». И. Х. Блюменталь учил делать первые геоботанические описания. Как ни странно, здесь, в лесостепи, после посещения черноольховой топи Т. К. решила стать болотоведом.[1] После 2-го курса новый преподаватель кафедры геоботаники А. А. Ниценко пригласил группу в экспедицию, которая должна была проходить в Ленинградской и Новгородской областях. Бóльшая часть группы только что определившихся геоботаников (8 девочек из 13) отправилась с ним и очень многому научилась во время экспедиции. Но А. А. с ними было настолько трудно, что больше он в свои экспедиции студенток не брал.

Среди курсов, прослушанных на кафедре, лучшие — болотоведение, которое читали сначала проф. И. Д. Богдановская-Гиенэф, а затем А. А. Ниценко, и геоботаника, прочитанная А. П. Шенниковым. В воспитании студентов как специалистов большую роль сыграла аспирантка Т. А. Попова, прирожденный талантливый педагог. Она умело готовила их к профессии, в том числе и к первой экспедиции с А. А. Ниценко.

В годы учебы Т. К. в университете при кафедре геоботаники активно работал студенческий кружок. На кружке делались доклады, рефераты, активно дискутировались различные проблемы. Дискуссии были очень демократичны, студент и профессор могли спорить «на равных». Студенты выпускали рукописный журнал, несколько номеров в год. Обычно номер приурочивался к какому-либо празднику (7 ноября, Новому Году, 1 мая), и А. П. Шенников перед началом праздничных торжеств на кафедре знакомил всех с его содержанием. В редколлегию журнала входили Л. Строганова — замечательный художник и оформитель журнала, Н. Журкина — прекрасный поэт, Е. Рачковская — автор и активный организатор. Интересные статьи о результатах своих экспедиций писал Ю. Нешатаев, щедрой на выдумки была студентка следующего курса Т. Просолупова (впоследствии Т. Горышина — известный эколог и профессор кафедры).

---

[1] Т. К. считает, что стать болотоведом ей было предопределено. Она выбрала профессию без влияния семьи (среди ее родных — учителя и врачи, инженеры и архитекторы), однако когда Т. К. окончила Университет, она получила в подарок университетскую диссертацию (так тогда называлась дипломная работа) ее деда В. А. Казанского, написанную по материалам, собранным им в экспедиции И. И. Жилинского по осушению болот Полесья.

Важной частью формирования ученого А. П. Шенников считал «банкетное воспитание», считая, что любой студент должен научиться вести себя в обществе и за столом. Всегда много пели студенческих песен и «шлягеров» того времени, коронными были сольные выступления И. Х. Блюменталя с его великолепным баритоном.

В 1952 г., проходя практику с известным болотоведом Е. А. Галкиной, Т. К. впервые попала в Карелию. Этот выезд надолго определил географию ее исследований.

Сразу же после окончания ЛГУ в 1953 г. Т. К. Юрковская поступила в аспирантуру Института биологии Карельского филиала АН СССР в г. Петрозаводске, которым руководил Ю. И. Полянский. По окончании аспирантуры в 1956 г. была принята в этот институт в Лабораторию болотоведения и мелиорации на должность младшего научного сотрудника, затем переведена на должность старшего научного сотрудника. В 1959 г. Т. К. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Болотные ландшафты Средней Карелии».

В годы работы в Петрозаводске Т. К. Юрковская вела активную научную и общественную работу. Она исходила болота всей Карелии в ежегодных экспедициях (на юге Республики — в Заонежском, Прионежском и Олонецком районах, на севере — в Лоухском, Беломорском, Тунгудском, Ругозерском, в средней Карелии — в Медвежьегорском, Сегозерском, Сегежском). В начале научной деятельности она ищет свое направление и берется за разработку разных проблем. Часто они определяются задачами, поставленными перед Лабораторией болотоведения и мелиорации: это и изучение заболоченных лесов на юге Карелии, и геоботаническое описание староосушенных площадей, и анализ влияния осушения на изменение растительности, выявление и анализ консортивных связей и даже научно-техническое обоснование проекта торфопредприятия под г. Олонцом. Но главными стержневыми в исследованиях той поры являются типология и география болотных массивов, классификация растительности и изучение бриофлоры, преимущественно сфагновых мхов (в работе известного финского бриолога P. Isoviita в 1970 г. она цитируется как основной сфагнолог Карелии[2]). В годы хрущевской «оттепели» происходили ломка и перестройка хозяйства и науки. Филиалы Академии наук были расформированы, Институт биологии придан Петрозаводскому университету. Т. К. Юрковская как старший научный сотрудник должна была читать лекции на кафедре ботаники, весной ездить «поднимать» лесное хозяйство, а зимой по заданию министерства сельского хозяйства Карелии проверять состояние зимовки скота и хранения картофеля в совхозах Заонежья. В то же время она — председатель профбюро Института, активный участник спортивных соревнований по настольному теннису и лыжам.

С 1963 г. начинается ставшая в дальнейшем очень плодотворной творческая дружба Т. К. Юрковской и Г. А. Елиной. Их сблизили и окончательно сформировали как специалистов прибеломорские болота (Елина, Юрковская, 1965). Тогда же началась работа над картой растительности болот Карелии. Т. К. и Г. А. работали над листом по северной Карелии. Г. А. прекрасный дешифровщик, занималась составлением планшетов м. 1 : 50 000, а Т. К., консультируясь у сотрудников Ленинградского Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР С. А. Грибовой и Т. И. Исаченко, разрабатывала легенду карты и занималась генерализацией планшетов сначала до м. 1 : 300 000, затем — до м. 1 : 600 000. Вскоре, по предложению В. Б. Сочавы, появляется ее первый серьезный труд в области геоботанического картографирования (Юрковская, 1968). В том же году, участвуя в работе научно-технической картографической конференции в г. Иркутске, Т. К. получает приглашение от В. Б. Сочавы перейти на работу в Институт географии СО АН СССР. Одновременно ее приглашают в Ленинград, в лабораторию географии и картографии растительности БИН АН СССР. Она выбрала последнее, хотя этот переход был связан с понижением в должности (получив аттестат старшего научного сотрудника в 1966 г., Т. К. Юрковская после перехода в БИН в течение 20 лет занимала должность младшего научного сотрудника).

---

[2] P. Isoviita. Studies on Sphagnum L. II Synopsis of the distribution in Finland and adjacent parts of Norway and USSR // Ann. Bot. Fenn. 1970. Vol. 7. N 2. P. 157—162.

В БИНе Т. К. Юрковской пришлось заниматься изучением географии растительности и картографированием не только болот, но и лесов Карелии, Московской, Калининской, Архангельской областей, Коми АССР.

В 1970-е годы по просьбе Калининградского университета она готовит и читает курс лекций «Картографирование растительности» для студентов 4-го курса кафедры ботаники, а также небольшой курс «Введение в ареологию и флористику», для студентов 4-го и 5-го курсов. Для последнего курса ею была использована книга А. И. Толмачева, а на основе работ по печеночным мхам польского бриолога проф. Ю. Швейковского и собственным исследованиям по географии сфагновых мхов созданы оригинальные наглядные пособия для практических занятий. Позднее она прочитала курс болотоведения студентам кафедры геоботаники ЛГУ. В основу его, помня уроки А. Л. Тахтаджяна, Т. К. положила свои подходы к классификации растительности болот, а также типологии и географии типов болотных массивов, которые воплотились в докторской диссертации (1986) и монографии (Юрковская, 1992).

Т. К. Юрковская участвовала в составе больших творческих коллективов в разработке легенд и создании разнообразных мелкомасштабных карт, в том числе «Карты растительности Нечерноземья» (1976), «Карты растительности европейской части СССР» (1979). «Карты растительности европейской части СССР и Кавказа для вузов» (1987), «Карты восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы» (1996), «Карты растительности Европы» (2000) и др. Она руководила темой по созданию листов «Карты растительности европейской части России м. 1 : 1 000 000». Ею создана «Карта актуальной растительности Карелии» для «Атласа Карельской АССР» (1989) и новая «Карта восстановленной растительности Карелии м. 1 : 1 000 000» для планируемого Национального атласа Карелии. Совместно с И. С. Ильиной и И. Н. Сафроновой разработан макет обзорной «Карты растительности России м. 1 : 15 000 000» для Национального атласа России. Коллективом авторов с участием Т. К. Юрковской по программе интеграции науки и высшей школы создана «Карта зон и типов поясности России и сопредельных территорий» (1999).

И сейчас Т. К. Юрковская в постоянном поиске новых направлений исследований. Ею начата интересная работа по анализу региональной дифференциации растительности верховых болот России. В сотрудничестве с Г. А. Елиной разработана оригинальная методика реконструкции палеогидрологических условий растительности болот, составлена серия крупномасштабных карт палео- и современной растительности, по-новому вскрывающих этапы формирования структуры растительного покрова тайги в голоцене.

Редакторская деятельность Т. К. началась в 1960-е гг. в г. Петрозаводске, когда она стала членом редколлегии «Материалов ежегодных научных конференций Института биологии КФ АН СССР», редактируя в них ботанический и почвенный разделы. С 1990 г. она совместно с С. С. Холодом является редактором ежегодника «Геоботаническое картографирование», выпускаемого БИН РАН.

Т. К. Юрковская заведует лабораторией географии и картографии растительности БИН РАН с 1990 г., является членом Совета по защите докторских диссертаций по ботанике при СПбГУ, председателем секции болотоведения РБО, членом Международной ассоциации геоботаников (IAVS), постоянным рецензентом Ботанического журнала, ряда книг и статей известных ученых и молодых начинающих авторов. Т. К. Юрковская — стипендиат фонда Сороса по проблемам биоразнообразия и руководитель коллективного гранта Сороса, неоднократный руководитель грантов РФФИ по инициативным и издательским проектам, член ряда международных проектов. Она активно участвует в работе международных и российских конференций, организатор ряда международных совещаний. Об объеме научной деятельности Татьяны Корнельевны можно судить по количеству опубликованных работ — их около 200.

Татьяна Корнельевна — жизнелюбивый активный человек с широким кругом интересов за пределами своей профессии: это и живопись, и музыка, и поэзия, и еще многое другое. Пожелаем юбиляру здоровья, сил, энергии для осуществления ее разнообразных замыслов, новых интересных путешествий.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Т. К. ЮРКОВСКОЙ

1956. К вопросу о сопоставлении болотных районов Карело-Финской СССР и Финляндии // Науч. сессия, посвященная 10-летию филиала и итогам научно-исследовательских работ за 1955 г.: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР С. 1—2.

Об одном интересном типе болот Карелии // Бот. журн. Т. 41. № 11. С. 1631—1633. (Совместно с М. С. Боч).

1958. О ключевых болотах Карелии // Бот. журн. Т. 43. № 4. С. 544—548.

1959. Болотные ландшафты речных плесов средней Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во. С. 84—93.

Болотные ландшафты средней Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Наука. 18 с.

Краткий очерк растительности болот средней Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск: Карельск. кн. изд-во. С. 108—124.

1960. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения // Регион. совещ. по вопр. геоботанических исследований болот Северо-Запада: Тез. докл. Тарту: Изд-во ТГУ. С. 74—76.

1961. Вопросы лесоосушительной мелиорации на научно-технической конференции в Карельской АССР // Лесн. журн. № 3. Архангельск. С. 165—166. (Совместно с Г. Е. Пятецким).

О строении торфяной залежи приозерных болот Карелии // Науч. конф., посвященная итогам работ Ин-та биологии КФ АН СССР за 1960 г.: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР. С. 76—78.

Первое совещание по вопросам геоботанического исследования болот // Бот. журн. Т. 46. № 5. С. 750—755.

1962. Болотные районы средней Карелии // Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.; Л.: Наука. С. 59—69.

К методике отбора проб торфа на анализ ботанического состава и степени разложения в зависимости от типа болотного массива и цели исследования // Науч. конф. по итогам работ Ин-та биологии за 1962 г.: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 66—67. (Совместно с А. А. Беловой).

Некоторые данные о видовом составе консорций заболоченных и осушенных ельников южной Карелии // Науч. конф. по итогам работ Ин-та биологии КФ АН СССР за 1961 г.: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 104—105.

Природные особенности болот, осушаемых Петрозаводским лесхозом // Науч. конф. по итогам работ Ин-та биологии за 1962 г.: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 68—70.

Фауна беспозвоночных некоторых болотных местообитаний // Там же. С. 151—154. (Совместно с З. И. Филимоновой).

[Рец.] R. Ruuhijärvi. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Ann. Bot. Soc. Vanamo 31. 1 Hels. 1960 (Р. Руухиярви. О региональном разделении северо-финских болот) // Бот. журн. Т. 47. № 7. С. 1048—1049.

1963. Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения // Уч. зап. ТГУ. Вып. 145. Тарту. С. 337—346.

К экологии и географии *Sphagnum subfulvum* Sjors в Карельской АССР // Бот. журн. Т. 48. № 12. С. 1837—1838.

1964. К вопросу изучения биоценозов ультрадистрофных водоемов болот южной Карелии // Учен. Зап. Карел. гос. пед. ин-та. Т. 15. Петрозаводск.

К флоре мхов и лишайников прибеломорских болот в бассейне рек Нюхчи и Сумы // Науч. конф. по итогам работ Ин-та биологии за 1963 г.: Тез. докл. Петрозаводск: изд-во КФ АН СССР. С. 51—52. (Совместно с Г. А. Елиной).

Некоторые данные о динамике растительного покрова прибеломорских болот в районе Нюхчи // Там же. С. 53—54.

Сопоставление болотных районов Карелии, Кольского полуострова и Финляндии // Бот. журн. Т. 49. № 4. С. 980—988. (Совместно с М. С. Боч).

Типы болот Лоухского района КАССР // Учен. зап. Петрозаводск. ун-та. Т. 12. Вып. 2. С. 34—71.

1965. О болотных массивах камовых ландшафтов северной Карелии // Науч. конф. Ин-та биологии, посвященная 25-летию ПГУ им. О. В. Куусинена: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во. С. 144—145.

О прибеломорских болотах Карелии // Бот. журн. Т. 50. № 4. С. 486—497. (Совместно с Г. А. Елиной).

О размещении типов болотных массивов Калевалы по материалам обобщенного картирования // Науч. конф. Ин-та биологии, посвященная 25-летию ПГУ им. О. В. Куусинена: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во. С. 146—148. (Совместно с В. В. Германовой и Г. А. Елиной).

1966. Болотные системы в волнисто-моренном рельефе Калевалы (северная Карелия) // Науч. конф. Ин-та биологии по итогам работы за 1965 г.: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 69—70.

1967. Карта растительности болот Карельской АССР м. 1 : 600 000 (север). Фонды КНЦ АН СССР. Петрозаводск. (Рукопись 1 л.).

О картировании растительности болот Карелии // Науч. конф. Ин-та биологии, посвященная 50-летию Советской власти.: Тез. докл. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во. С. 88—89.

О некоторых малоизученных видах сфагновых мхов Карелии // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука. С. 85—89.

Пояснительный текст к карте растительности болот Карелии. Фонды КФ АН СССР. Петрозаводск. (Рукопись). (Совместно с Р. П. Козловой).

1968. К флоре мхов болот Калевальского района // Конф. молодых биологов Карелии: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 88—89.

О некоторых аспектах отражения динамики при картировании растительности болот // Картографирование динамики географических явлений и составление прогнозных карт. Иркутск. С. 49—50.

О некоторых принципах построения легенды карты растительности болот // Геоботаническое картографирование 1968. Л.: Наука. С. 44—51.

1969. О болотных системах волнистых равнин северной Карелии // Бот. журн. Т. 54. № 5. С. 706—711.

1970. Из опыта крупномасштабного картографирования растительности болот северной Карелии // Крупномасштабное картографирование растительности. Новосибирск: Наука. С. 139—146.

Карта растительности СССР м. 1 : 2 500 000 (принципы, методы, состояние работы по европейской части страны) // Бот. журн. Т. 55. № 11. С. 1634—1643. (Совместно с А. А. Гербихом, С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко и др.).

Легенда к «Карте растительности европейской части СССР» в пределах Восточно-Европейской равнины // Бот. журн. Т. 55. № 11. С. 1643—1662. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко и др.).

1971. О биоценозах некоторых типов водоемов прибеломорских болот в бассейне реки Нюхчи // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карелия. С. 80—88. (Совместно с З. И. Филимоновой).

Растительность и стратиграфия болотных массивов в камовом рельефе у Луусальмы (северная Карелия) // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Карелия. С. 95—102. (Совместно с Г. А. Елиной).

Совещание по вопросу показа болот на обзорных геоботанических и ландшафтных картах // Геоботаническое картографирование 1970. Л.: Наука. С. 80—86.

Схема болотного районирования северной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Карелия. С. 177—193.

[Рец.] K. Tolonen. Über die Entwicklung der Moore im finnischen Nordkarelian. Ann. Bot. Fenn. 4:3 Helsinki, 1967, 198 S., 136 Abb., 50 Tab., 6 Beilagen (К. Толонен. О развитии болот в финской Северной Карелии // Бот. журн. Т. 56. № 6. С. 895—897.

1973. Основные типы сочетаний растительности Мещеры и отражение их на карте // Геоботаническое картографирование 1973. Л.: Наука. С. 3—16. (Совместно с Т. И. Исаченко).

1974. Соотношение между единицами ботанико-географического районирования и единицами классификации растительного покрова болот // IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Львов. С. 71—73.

Структура растительного покрова северо-запада Карелии на примере окрестности озера Контокки // Пути изучения и освоения болот северо-запада европейской части СССР. Л.: Наука. С.32—36.

Типы болотных массивов на обзорной карте растительного покрова лесной зоны европейской части СССР // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука. С. 57—62.

1975. География растительного покрова типов болотных массивов европейской части СССР // Бот. журн. Т. 60. № 9. С. 1251—1264.

Карта растительности европейской части СССР м. 1:1 000 000: Канино-Тиманская и Малоземельская тундра (западная часть Ненецкого национального округа). М.: ГУГК. 1 л. (Совместно с С. А. Грибовой, В. В. Липатовой, А. А. Гербихом).

Карта растительности европейской части СССР м. 1:1 000 000. Лист 0-36. М.: ГУГК. 1 л. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Г. Д. Катениной и др.).

Карта растительности европейской части СССР м. 1:1 000 000. Лист 0-37. М.: ГУГК. 1 л. (Совместно с Т. Г. Абрамовой, С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко и др.).

Новые данные о распространении аапа болот в европейской части СССР // Тез. докл., представленные на XII МБК (3—10 июня 1975 г.). Т. 1. Л.: Наука. С. 206.

Путеводитель по выставке «Геоботаническое картографирование в СССР». Карты растительности // XII МБК. Л. 21 с. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, В. В. Липатовой).

Растительность европейской части СССР и Закавказья (проект легенды обзорной «Карты растительности европейской части СССР» // Геоботаническое картографирование 1975. Л.: Наука. С. 3—58. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко и др.).

Фито-экологическое картографирование Туниса // Там же. С. 75—87. (Совместно с И. Т. Федоровой).

1976. Геоботаническая карта Нечерноземной зоны РСФСР м. 1:1 500 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, С. А. Грибовой и др.).

Геоботаническое картографирование в СССР // VIII Междунар. картограф. конф.: Тез. докл., М. С. 10. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко).

Строение некоторых типов болотных массивов восточно-европейской лесотундры // Биологические проблемы Севера. VII Симп. Ботаника: Тез. докл. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 256—266.

La cartographie geobotanique en URSS // VIII Междунар. картограф. конф.: Тез. докл. М. С. 8. (Совместно с S. A. Gribova, T. I. Isachenko, A. S. Kargenko).

1977. Болота аапа типа — слабо изученный мелиоративный фонд европейского Севера СССР // Мелиорация сельскохозяйственных и лесных угодий европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 45—47.

Болота бассейна реки Сулы (геоботанический очерк) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 59—68.

Картография и география растительности на XXIII Международном географическом конгрессе и VIII Международной картографической конференции // Геоботаническое картографирование 1977. Л.: Наука. С. 70—79.

Опыт картографирования растительности Карелии в крупном и среднем масштабе // Пятое Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Новосибирск. С. 27—30. (Совместно с Т. И. Исаченко).

[Рец.] K. Rybníček. Die Vegetation der Moore im Südlichen Teil der Böhmisch-Märischen Höhe. Vegetace CSSR, A 6. Praha, 1974. (К. Рыбничек. Растительность болот южной части Чешско-Моравской возвышенности) // Бот. журн. Т. 62. № 12. С. 1822—1824.

1978. Вопросы генезиса болот и динамики растительного покрова в работах советских болотоведов // Генезис и динамика болот. М.: Изд-во МГУ. Вып. 1. С. 6—9.

Динамика растительного покрова некоторых приозерных болот Карелии // Там же. С. 60—63.

Новая типологическая карта болот Западной Сибири // Геоботаническое картографирование 1978. Л.: Наука. С. 49—52.

[Рец.] P. Dansereau. Ecologie de la zone de l'Aéroport de Montréal. Le cadre d'une recherche ecologique interdisciplinaire. Les Presses de l'Université de Montréal, 1976. P. 1—343. (П. Данзеро. Экология зоны международного аэропорта в Монреале. Система междисциплинарного экологического исследования // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1529—1536. (Совместно с И. Т. Федоровой).

1979. Карта растительности европейской части СССР м. 1:2500000. М.: ГУГК. 6 л. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко и др.).

Botanical-geographic classification of mire complexes of the European part of the USSR // Classification of peat and peatlands: Proc. of the Intr. Symp. held in Hyytiala, Finland. Helsinki: IPS. P. 12—19.

1980. Болота. // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 300—345.

Верховые болота на левобережье Северной Двины // Бот. журн. Т. 65. № 7. С. 958—970. (Совместно с Г. А. Елиной).

Крупномасштабное картирование растительности охраняемых территорий в Италии // Геоботаническое картографирование 1980. Л.: Наука. С. 68—75. (Совместно с В. Ю. Нешатаевым).

Растительность и стратиграфия типов верховых и аапа-болот северо-востока европейской части СССР // Болота Европейского Севера. Структура, генезис, динамика. Петрозаводск: КФ АН СССР. С. 18—42.

1981. Карты растительности и функций растительного покрова как основа программы оптимизации ландшафта // Геоботаническое картографирование 1981. Л.: Наука. С. 63—66. (Совместно с С. А. Грибовой).

Новые данные о полигональных болотах европейской части СССР // Биологические проблемы Севера. IX Симпозиум, ч. 1. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР. С. 19. (Совместно с С. А. Грибовой).

Печеночные мхи в районе среднего течения р. Сулы (Малоземельская тундра) // Новости сист. низш. раст. Л: Наука. Т. 18. С. 208—212. (Совместно с А. Л. Жуковой, С. А. Грибовой).

Сопряженный анализ болот и прилегающих к ним территорий на примере некоторых лесо-болотных сочетаний Карелии // Антропогенные изменения растительности болот и прилегающих территорий. Минск: Наука и техника. С. 176—181.

1983. Заседание редакционной коллегии «Карты растительности Европы» (ЧССР, Выходна, 1981) // Геоботаническое картографирование 1983. Л.: Наука. С. 69—76. (Совместно с С. А. Грибовой).

Изменение видового состава шейхцериево-сфагновых фитоценозов в зависимости от их функции и географического положения // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк. Л.: Наука. С. 176—177.

Структура и динамика растительного покрова грядово-мочажинных комплексов некоторых типов болот // Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР. С. 38—51.

1984. Виды торфа бореальных болот Архангельской области // Матер. VII Всесоюз. совещ. по болотоведению. Калинин: Изд-во КГУ. С. 48—55.

Карта растительности европейской части СССР м. 1:2000000 для высшей школы // Геоботаническое картографирование 1984. Л.: Наука. С. 3—9. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Т. В. Котовой и др.).

К географии полигональных болот в европейской части СССР // География и природные ресурсы. № 2. Новосибирск: Наука. С. 41—46. (Совместно с С. А. Грибовой).

Картографирование растительности ФРГ в среднем масштабе // Геоботаническое картографирование 1984. Л.: Наука. С. 60—67.

Местонахождения некоторых растений на болотах Архангельской области // Бот. журн. Т. 69. № 10. С. 1411—1413.

Vegetation map of European C. E. C. member countries (An experience of international cooperation) // Intern. Cartogr. Assoc. Technical papers 7 General Assem. 12 Intern. Conf. Perth, Australia. Vol. 2. P. 803—804. (Совместно с S. Gribova, T. Isachenko, Z. Karamyscheva and others).

1985. Карта растительности европейских стран — членов СЭВ. Общие положения. Легенда // Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука. С. 1—34. (Совместно с И. Бондевым, А. Борхиди, Г. Гофманном и др.).

О международном коллоквиуме по мелкомасштабному картографированию растительности // Там же. С. 73—78. (Совместно с К. В. Мельницкой, И. Т. Федоровой).

1986. Картографический метод исследования болот и его значение для выбора объектов охраны // Методы изучения болот и их охрана. Вильнюс: Мокслас. С. 70—75.

Методы реконструкции водного режима болот голоцена // Методы исследования озерных отложений в палеоэкологических и палеоклиматических аспектах: Тез. докл. Вильнюс: Изд-во ВГУ. С. 26—28. (Совместно с Г. А. Елиной).

Новая обзорная карта растительности СССР // Геоботаническое картографирование 1986. Л.: Наука. С. 3—13. (Совместно с А. В. Беловым, С. А. Грибовой, И. С. Ильиной и др.).

Структура, география и картография растительности болот европейской части СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. 40 с.

1987. Анализ некоторых сфагновых сообществ аапа болот Карелии // Бот. журн. Т. 72. № 6. С. 782—793.

Гидрогенная модель суббореала — современные горные болота северной тайги // Всесоюз. совещ. «Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот»: Тез. докл. М. С. 215—218. (Совместно с Г. А. Елиной).

Карта растительности для вузов — новый этап обзорного геоботанического картографирования // Новые карты для высшей школы. М.: Изд-во МГУ. С. 92—103. (Совместно с С. А. Грибовой, З. В. Карамышевой, Т. В. Котовой).

Карта растительности европейской части СССР и Кавказа для высшей школы м. 1 : 2 000 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Т. В. Котовой, В. В. Липатовой).

О работе секции болотоведения Всесоюзного ботанического общества за 25 лет со времени ее организации // Бот. журн. Т. 72. № 6. С. 859—862. (Совместно с М. С. Боч).

Sphagnum subfulvum (*Sphagnaceae*) на аапа-болотах онежско-печерского типа // Бот. журн. Т. 72. № 3. С. 316—318. (Совместно с Л. А. Волковой).

1988. Болотные экосистемы низкогорий северной тайги // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: КНЦ АН СССР. С. 5—24. (Совместно с Г. А. Елиной).

Бриофлора болот бассейна Пинеги // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 102—103.

Возможности выявления экзогенных (климатогенных) сукцессий растительности по торфяным отложениям // Междунар. конф. «Проблемы голоцена». Тбилиси, 17—22 окт. 1988 г.): Тез. докл. Тбилиси. С. 43—44.

Карта растительности Европы и вопросы классификации // Геоботаническое картографирование 1988. Л. С. 3—13. (Совместно с С. А. Грибовой, З. В. Карамышевой, Р. Нейхейслом).

Картографирование растительности болотных систем // Там же. С. 13—28.

К бриофлоре бассейна Пинеги // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. Т. 25. С. 175—180. (Совместно с Л. А. Волковой).

К характеристике сообществ с господством *Sphagnum fuscum* на аапа-болотах Карелии // Бот. журн. Т. 73. № 6. С. 850—857.

О проекте карты «Типы болот СССР» для вузов // Картография и научно-технический прогресс (кн. 2): Тез. докл. IX Всесоюз. конф. по тематическому картографированию (Харьков, сентябрь 1988 г.). Л.: ВГО. С. 122.

Отражение структуры растительного покрова тундровой и таежной областей на геоботанических картах // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 194—195. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко).

Региональная дифференцировка заболоченных земель Канады и ее отражение на картах // Геоботаническое картографирование 1988. Л.: Наука. С. 62—66.

Mires on the vegetation map of Europe // Proc. VIII Intern. peat congr. Section 1. Л.: Внешторгиздат. С. 57—61. (Совместно с K. Rybničhek).

1989. Болота // Методические указания по картам для высших учебных заведений. Вып. 1: Растительность СССР. М. 1 : 4 000 000. М.: Изд-во МГУ. С. 42—45.

Возможна ли детальная реконструкция палеорастительности болот? // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкция палеогеографических условий. Таллин. С. 65—69. (Совместно с Г. А. Елиной).

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука. 64 с. (Совместно с В. Д. Александровой и др.).

Карта растительности Европы. Очередное международное совещание в ЧССР (июнь 1987 г.) // Геоботаническое картографирование 1989. Л.: Наука. С. 72—75. (Совместно с С. А. Грибовой).

Карта растительности Карелии м. 1 : 2 000 000 // Атлас Карельской АССР. М.: ГУГК. С. 21.

Крупномасштабные карты растительности голоцена (возможности современных методов) // Палинология и полезные ископаемые: Тез. докл. VI Всесоюз. палинологической конф. Минск. (Совместно с Г. А. Елиной).

О высших единицах классификации растительности болот // 7-е Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Минск.

Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья р. Пинеги (Архангельская обл.) // Бот. журн. Т. 74. № 12. С. 1711—1723. (Совместно с Г. А. Елиной и В. А. Климановым).

Ретроспективно-прогнозное крупномасштабное картографирование пространственно-временных лесоболотных структур // Крупномасштабное картографирование растительности: Тез. докл. Л. С. 12—14.

1990. IX Всесоюзная научно-техническая конференция по тематическому картографированию // Геоботаническое картографирование 1990. Л.: Наука. С. 85—87.

Карта растительности СССР для высшей школы. М. 1 : 4 000 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с коллективом авторов).

Методические и теоретические проблемы картографирования растительности голоцена в крупном масштабе // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология. Тез. VII Всесоюз. совещ. Таллин. Т. 1. С. (Совместно с Г. А. Елиной).

Особенности флоры листостебельных мхов болот европейской северной тайги // Новости сист. низш. раст. Л.: Наука. Т. 27. С. 157—162.

Small-scale vegetation mapping of mires systems // Intr. Assoc. for vegetation science «Vegetation process as subject of geobotanical map». Warszawa-Bialowieza.

The regional and local features of the flora of leafy mosses in north taiga mires in European part of the USSR // Abstr. 7th Meeting of the CEBWG. Apatity.

1991. Использование дистанционных методов при составлении эколого-геоботанических карт нарушенности растительного покрова Кольского полуострова // Междунар. совещ. «Принципы и методы экологического картографирования»: Тез. докл. Пущино. С. 33—34. (Совместно с А. А. Бузниковым, И. И. Паянской-Гвоздевой, Л. П. Чехиным).

О болотах Лапландского заповедника // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга: Тез. докл. XI Всесоюз. полевого семинара-экскурсии по болотоведению. Л. С. 7—29.

1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с. (Тр. БИН; Вып. 4).

Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена // Геоботаническое картографирование 1991. СПб.: Наука. С. 3—12. (Совместно с Г. А. Елиной).

Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. Т. 77. № 7. С. 120—124. (Совместно с Г. А. Елиной).

Памяти коллеги // Геоботаническое картографирование 1991. СПб.: Наука. С. 86—87. (Совместно с З. В. Карамышевой).

1993. Опыт классификации травяных и травяно-гипновых сообществ аапа болот // Вопросы классификации болотной растительности. СПб.: Наука. С. 119—123.

Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск: КНЦ РАН. С. 7—36.

Рыжепушицево-сфагновые сообщества у юго-западной границы ареала // Бот. журн. Т. 78. № 4. С. 113—116.

Широтная дифференциация растительности вдоль российско-финской границы // Бот. журн. Т. 78. № 12. С. 72—98. (Совместно с И. И. Паянской-Гвоздевой).

[Рец.] Revue d'Ecologie Alpine. Grenoble, 1991. Т. 1. 98 р. (Журн. «Экология Альп». 1991) // Бот. журн. Т. 78. № 3. С. 160—162.

Transect investigation of vegetation distrubance in the southern part of Lapland Reserve // Aerial pollution in Kola Peninsula: Proc. of the Intr. Workshop (April 11—14, 1992). St.-Petersburg; Apatity. P. 322—327. (Совместно с E. N. Andreeva, I. I. Payanskaya-Gvozdeva, L. P. Chekin).

Use of remote and ground methods for control over the ecological status and transboundary transfer of the Kola peninsula // Intr. Symp. on the Ecological Effects of Arctic Airborne Contaminants. Hotelsaga, Reykjavik. P. 34. (Совместно с A. A. Buznikov, I. I. Payanskaya-Gvozdeva, E. N. Andreeva).

Vegetation maps as a base for investigations of global change of vegetation cover // Global change and Arctic terrestrial ecosystems: Intr. Conf. (21—26 August 1993). Abstr. Oppdal, Norway. P. 57. (Совместно с I. I. Payanskaya-Gvozdeva).

1994. Екатерина Алексеевна Галкина // Бот. журн. Т. 79. № 11. С. 100—104. (Совместно с М. С. Боч, Т. А. Поповой).

Карты степени опасности возникновения пожара в Средиземноморье // Геоботаническое картографирование 1992. СПб.: Наука. С. 53—55.

Очередное рабочее совещание по «Карте растительности Европы» // Там же. С. 55—58. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Региональные особенности болот на обзорной карте растительности как источник оценки их биоразнообразия // Генезис, эволюция и роль болот в биосферных процессах: Тез. докл. междунар. конф. (Минск, 13—15 сент. 1994 г.). Минск. С. 16.

[Рец.] D. Ivan, N. Donitsǎ, G. Coldea, V. Sanda, A. Popescu, T. Chifu, N. Boscaiu, D. Mititelu, M. Pauca-Comanescu. Vegetation potentielle de la Rumanie. Braun-Blanquetia. Vol. 9. Camerino, 1993. 78 р. (Д. Иван, Н. Доница, Г. Колдеа, В. Санда, А. Попеску, Т. Шифу, Н. Боскаю, Д. Митителу, М. Паука-Команеску. Потенциальная растительность Румынии. Браун-Бланкетия. Т. 9. Камерино, 1993) // Бот. журн. Т. 79. № 8. С. 125—128. (Совместно с З. В. Карамышевой).

Современное состояние и перспективы геоботанического картографирования в Ботаническом институте РАН // Геоботаническое картографирование 1992. СПб.: Наука. С. 3—20. (Совместно с С. С. Холодом).

Cartographic analysis of formation of the actual vegetation cover of the north taiga in East Europe // 37th IAVS Symp. «Large area vegetation surveys», 19—23 September: Summary book. Papers and Posters. Bailleul. P. 84.

Structural-dynamic approach to the study of vegetation of large territories // Там же. P. 31. (Совместно с З. В. Карамышевой).

The approaches to the typology of mire systems // Regional variation and conservation of mire ecosystems: Summary of papers. Trondheim. P. 33.

The principles of the creation of the vegetation map of East European and West Siberian tundras at s. 1 : 7 500 000 // Circumpolar Arctic Vegetation Mapping Workshop. Komarov Botanical Institute. St.-Petersburg, Russia (March 21—25, 1994): Abstr. and Short Papers. St.-Petersburg. P. 44. (Совместно с I. S. Ilyina).

1995. Ботанические карты в атласе Финляндии // Геоботаническое картографирование 1993. СПб.: Наука. С. 69—72.

Высшие единицы классификации растительности болот // Бот. журн. Т. 80. № 11. С. 28—34.

Информация о Первом Международном рабочем совещании по проекту создания карты: «Растительный потенциал Азии для выживания человечества» // Бот. вестн. РБО и БИН. № 3. СПб. С. 4. (Совместно с И. Н. Сафроновой).

Карта растительности Европы: История проекта и современное состояние // Бот. журн. Т. 80. № 10. С. 14—23. (Совместно с З. В. Карамышевой, З. Нейхейсловой).

Фундаментальный труд, посвященный 100-летию Итальянского ботанического общества // Бот. журн. Т. 80. № 6. С. 117—120.

Bogs and fens on the vegetation map of Europe // Trondheim Univers. Gunneria. Vol. 70. P. 67—72. (Совместно с K. Rybničhek).

Mire system typology for use in vegetation mapping // Там же. P. 73—82.

Use of remote and ground methods to assess the impacts of smelter emissions in the Kola peninsula // The science of the total environment. Elsevier. T. 160/161. P. 285—295. (Совместно с E. N. Andreeva, A. A. Buznikov, I. I. Payanskaya-Gvozdeva).

1996. Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы М. 1 : 2 500 000. СПб.: БИН. 6 л. (Коллектив авторов).

Принципы составления карты растительности европейско-западносибирских тундр. М. 1 : 7 500 000 // Геоботаническое картографирование 1994—1995. СПб.: БИН С. 34—44. (Совместно с И. С. Ильиной, В. П. Денисенко).

Ценная библиографическая сводка по картографии и географии растительности Альп // С. 68—69.

Cartographic and botanical-geographic analysis of the zonal and regional distribution of mires at the territories of former Soviet Union // 10th IPI Congr. Abstr. Vol. 1. Stuttgart.

Cartographic and botanical-geographic analysis of the zonal and regional distribution of mires at the territories of former Soviet Union // 10th IPI Congr. Papers. Vol. 2. Stuttgart.

La structure de la vegetation des tourbieres dans les montagnes de la taiga du nord en Russie europeenne // Colloque «Vegetation et sols de mantagne. Diversite, fonctionment et evolution»: Resume des confer. Grenoble. P. 75.

Map of reconstructed vegetation of Central and Eastern Europe. Scale 1 : 2 500 000. S.-Petersburg: Komarov Botanical Inst. 6 л. (Коллектив авторов).

The vegetation map of Europe. International cooperation in geobotanical mapping // Biology International. Paris. N 32. (Совместно с Z. V. Karamysheva, Z. Neuhauslova).

1997. Вклад В. Б. Сочавы в развитие картографии // Геоботаническое картографирование 1996. СПб.: Наука. С. 3—12. (Совместно с И. С. Ильиной).

Екатерина Алексеевна Галкина (27.09.1897—24.06.1993). К столетию со дня рождения // Тр. СПб. НИИ лесн. хоз-ва. Гидротехническая мелиорация земель. Ведение лесного хозяйства и вопросы экологии. СПб. С. 190—192. (Совместно с М. С. Боч и др.).

К созданию новой обзорной карты растительности Азии м. 1 : 4 000 000 // Геоботаническое картографирование 1996. СПб.: Наука. С. 56—63. (Совместно с И. Н. Сафроновой, И. С. Ильиной, Р. В. Камелиным и др.)

К юбилею Татьяны Иосифовны Исаченко // Там же. С. 64—66.

На международном коллоквиуме «Растительность и почвы гор» // Там же. С. 67—71.

О проекте обзорной карты растительности Азии // Картография на рубеже тысячелетий. М.: ИГАН. С. 275—281. (Совместно с И. Н. Сафроновой, Г. Н. Огуреевой, Т. В. Котовой и др.)

Первая книга по телматографии // Геоботаническое картографирование 1996. СПб.: Наука. С. 72—73.

Сфагновые топяные болота межкамовых котловин как объект для изучения биоразнообразия и мониторинга // Мониторинг биоразнообразия. М. С. 253—255. (Совместно с О. В. Галаниной).

1998. 41-й Симпозиум международного союза науки о растительности // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 149—152.

Марина Сергеевна Боч, 1931—1998 // Бот. вестн. РБО. № 1 (13). СПб. С. 4.

О новых публикациях Карельского научного центра РАН // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 133—137.

«Parlatorea» — новое непериодическое издание в области геоботаники // Бот. журн. Т. 83. № 9. С. 148—149.

Татьяна Иосифовна Исаченко (к 75-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 83. № 4. С. 143—151. (Совместно с Е. А. Волковой).

Фитоэкологическое картографирование — современный этап картографии растительного покрова // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл., представл. II (X) съезду Русского ботанического общества. Т. 1. СПб. С. 257. (Совместно с И. С. Ильиной).

Latitudinal zonation and ecotones in vegetation cover of the eastern Fennoscandia // Intecol. Proc. 7 Intern. Congr. of Ecology. Florence. P. 472.

Principal regional features of mire vegetation in Russia // Studies in Plant Ecology. Uppsala. Vol. 20. P. 37.

The regional and local features of the leafy moss flora in northern taiga mires of European Russia // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 46—50.

La structure de la vegetation des tourbieres dans les montagnes de la taiga du nord en Russie europeenne // Ecologie. T. 29. F. 1—2. P. 221—226.

Regional differentiation of raised bogs in Russia // Dynamics of Mires Ecosystems of Northern Eurasia in Holocene. Petrozavodsk: КНЦ РАН. С. 53—55.

1999. Зоны и типы поясности России и сопредельных территорий м. 1 : 8 000 000 [карта]. 2 л. М.: ЭКОР. (Совместно с И. Н. Сафроновой, И. М. Микляевой, Г. Н. Огуреевой).

Зоны и типы поясности России и сопредельных территорий м. 1 : 8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте. 2 л. М.: МГУ. 64 с. (Совместно с И. Н. Сафроновой, И. М. Микляевой, Г. Н. Огуреевой).

Картографические модели состояния растительного покрова мезоолиготрофных болот // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М.: ГЕОС. С. 46—47.

Макет новой геоботанической карты растительности Карелии // Биол. основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КНЦ РАН.

Немного статистики: к 35-летию ежегодника «Геоботаническое картографирование» // Геоботаническое картографирование 1997. СПб: Наука. С. 66—68.

Растительность верховых болот на карте России // Геоботаника XXI века: Матер. Всерос. науч. конф. (14—18 сент. 1999 г.). Воронеж. С. 52—55.

Памяти Марины Сергеевны Боч (1931—1998) // Бот. журн. Т. 64. № 4. С. 145—157. (Совместно с В. И. Василевичем, Е. О. Кузьминой, В. А. Смагиным).

Себболото // Водно-болотные угодья России. М. Т. 2. С. 21 (Совместно с М. С. Боч).

Фитоэкологическое картографирование и его актуальные проблемы // Бот. журн. Т. 84. № 12. С. 1—7. (Совместно с И. С. Ильиной).

Climate as factor of differentiation of the mire vegetation cover // 42d annual Symp. of the IAVS (Bilbao, July 26—30 1999): Abstr. Bilbao. P. 144.

Vegetation of raised bogs in Russia: diversity and structure // XVI Intern. Bot. Congr. (August 1—7 1999): Abstr. St. Louis, USA. P. 531.

2000. Лаборатория географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН перед началом третьего тысячелетия // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб.: БИН С. 20—24.

Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КНЦ РАН. (Совместно с Г. А. Елиной, А. Д. Лукашовым).

[Рец.] A. Moen. National Atlas Norway: Vegetation. Norwegian Mapping Authority. Hønefoss, 1999. 200 p. (A. Moen. Национальный атлас Норвегии. Растительность. Хенефосс, 1999. 200 с.) // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 172—175.

Main latitudinal and longitudinal characters of Russian mire vegetation // Proceed. of the 41th IAVS Symp. Uppsala: Opulus Press.

Sebboloto // Wetlands in Russia. Vol. 2: Important peatlands. Wetlands International Global series N 2. P. 16—17. (Совместно с М. С. Боч).

© И. Н. Сафронова, Т. Г. Полозова, О. В. Галанина,
Н. М. Калибернова, И. Ю. Сумерина

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 V 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 9)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Veronica uralensis Knjasev **sp. nov.** 118

Ископаемые растения — plantae fossiles

Adenopterygium Doweld **nom. nov.** 116
A. kasachstanicum (Salmenova) Doweld **comb. nov.** 116
Novikocarpus Doweld **nom. nov** 115
N. palibinii (E. O. Novic) Doweld **comb. nov.** 115

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. VOL. 85. N 9) Page

Batashev D. R., Gamalei Yu. V. Specificity of leaf terminal phloem in *Gentianaceae* species 1

Oganezova G. H. Systematic position of the *Trilliaceae*, *Smilacaceae*, *Dioscoreaceae*, *Herreriaceae*, *Tecophilaeaceae* families and the volume and phylogeny of the *Asparagales* (based on the seed structure) 9

Portenier N. N. A system of geographical elements of the Caucasian flora 26

Elina G. A., Filimonova L. V. Dynamics of vegetation in north-west of Cola Peninsula in Holocene 34

Kholod S. S. Phytocoenotic series in vegetation cover of Wrangel island. 3. Modeling of coenotic changes under climatic fluctuations 56

Kurkin K. A. Ecological and genetic classification and analysis of pasture modifications of steppe-meadows in the Oka river floodplain 67

COMMUNICATIONS 80

Makarova I. V., **Gogorev R. M.** New data on morphology of four species of the genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) 80

Mikhaylova T. A. Formation of the laminarian phytocoenoses on the introduced stony substrate in the White Sea 88

Kotlova E. R. A possible role of carotenoids in green alga and *Cyanobacteria* adaptation to the lichen symbiosis conditions 103

SYSTEMATICAL REVIEWS AND NEW TAXA 115

Doweld A. B. *Novikocarpus* (*Pachytestopsida*) and *Adenopterygium* (*Peltaspermopsida*) — two new generic names for fossil plants 115

Knjasev M. S. A new species of the genus *Veronica* (*Scrophulariaceae*) 116

Gontcharova S. B. On the taxonomy of subfamily *Sedoideae* (*Crassulaceae*) in the Russian Far East. 2. Genera *Rhodiola* and *Orostachys* 120

FLORISTIC FINDINGS 129

Baranova O. G. New and rare plants of the Vjatka-Kama interfluve 129

Katenin A. E. The first record of *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) in Far Eastern sector of Russian Arctic 134

SCIENCE HISTORY 138

Sytin A. K. Johann von Boeber (1746—1820), a forgotten collector from St. Petersburg . . 138

JUBILEES AND DATES 148

Safronova I. N., Polozova T. G., Galanina O. V., Kalibernova N. M., Sumerina I. Yu. Tatyana Kornelievna Yurkovskaya (On the occasion of her 70th birthday) 148

Index of new plant names 160

К ст. Д. Р. Баташева, Ю. В. Гамалея, с. 3

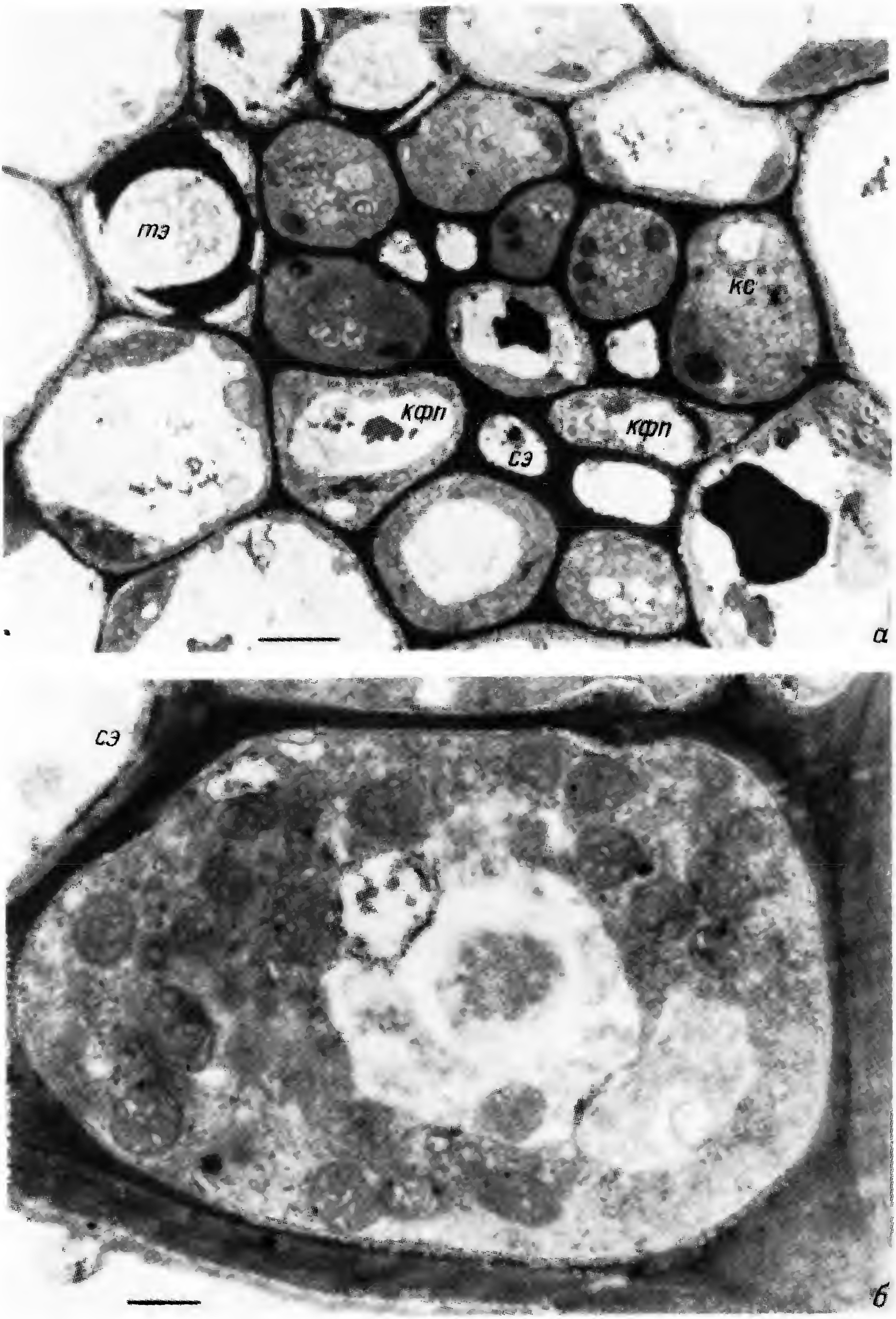


Таблица I. *Gentiana fisheri*: общий вид терминальной флоэмы (*а*) и клетки-спутника (*б*).
— клетка-спутник, *кфп* — клетка флоэмной паренхимы, *сэ* — ситовидный элемент, *тэ* — трахеальный элемент.
Масштабная линейка: *а* — 10 мкм. *б* — 1 мкм.

К с. 3

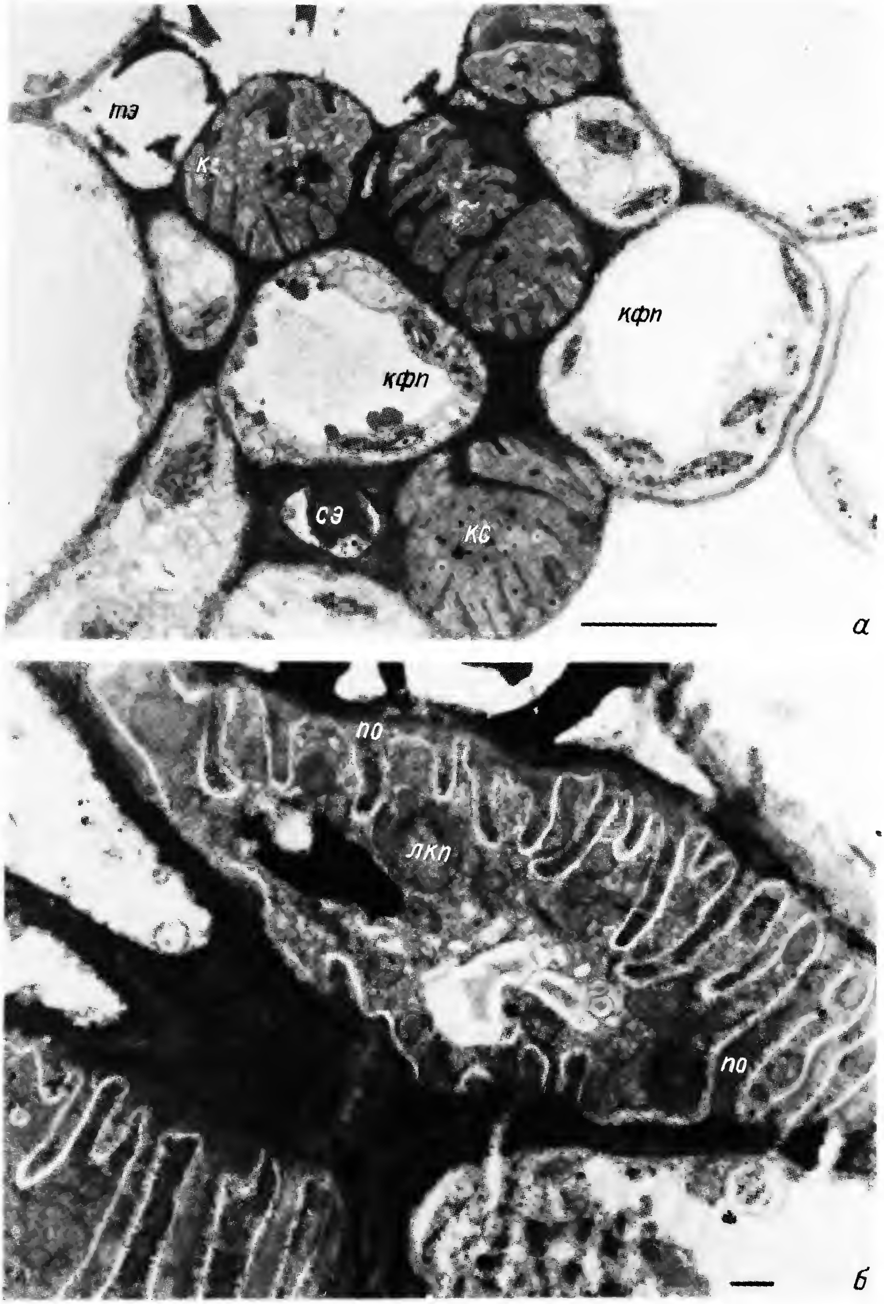


Таблица II. *Gentiana aquatica*: общий вид терминальной флоэмы (*а*) и клетки-спутника (*б*).

лкп — лейкопласт, *по* — протуберанцы оболочки. Остальные обозначения такие же, как в табл. I. Масштабная линейка: *а* — 10 мкм, *б* — 1 мкм.

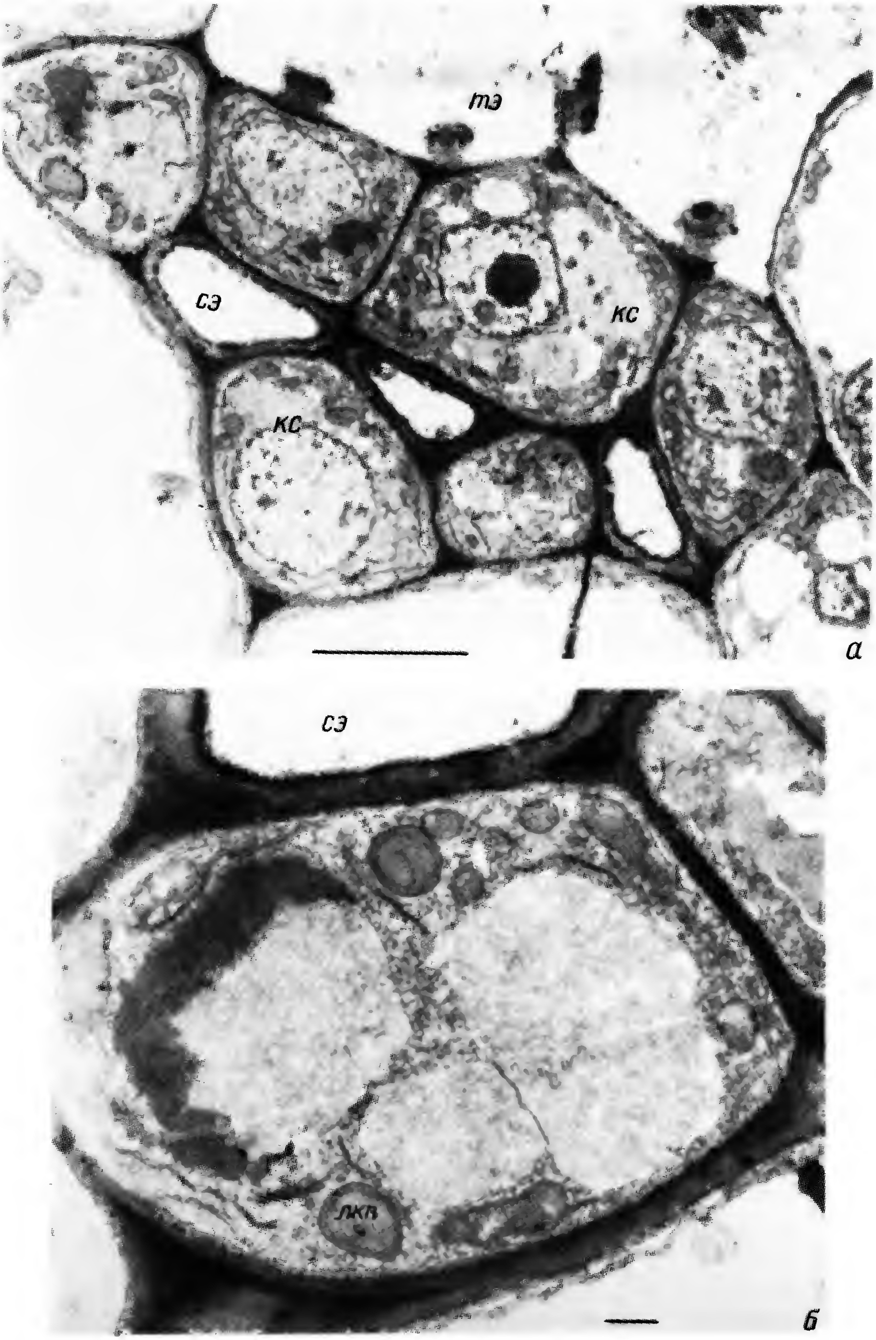


Таблица III. *Swertia obtusa*: общий вид терминальной флоэмы (*а*) и клетки-спутника (*б*).
Обозначения такие же, как в табл. I и II. Масштабная линейка: *а* — 10 мкм, *б* — 1 мкм.

К ст. И. В. Макаровой, Р. М. Гогорева, с. 81

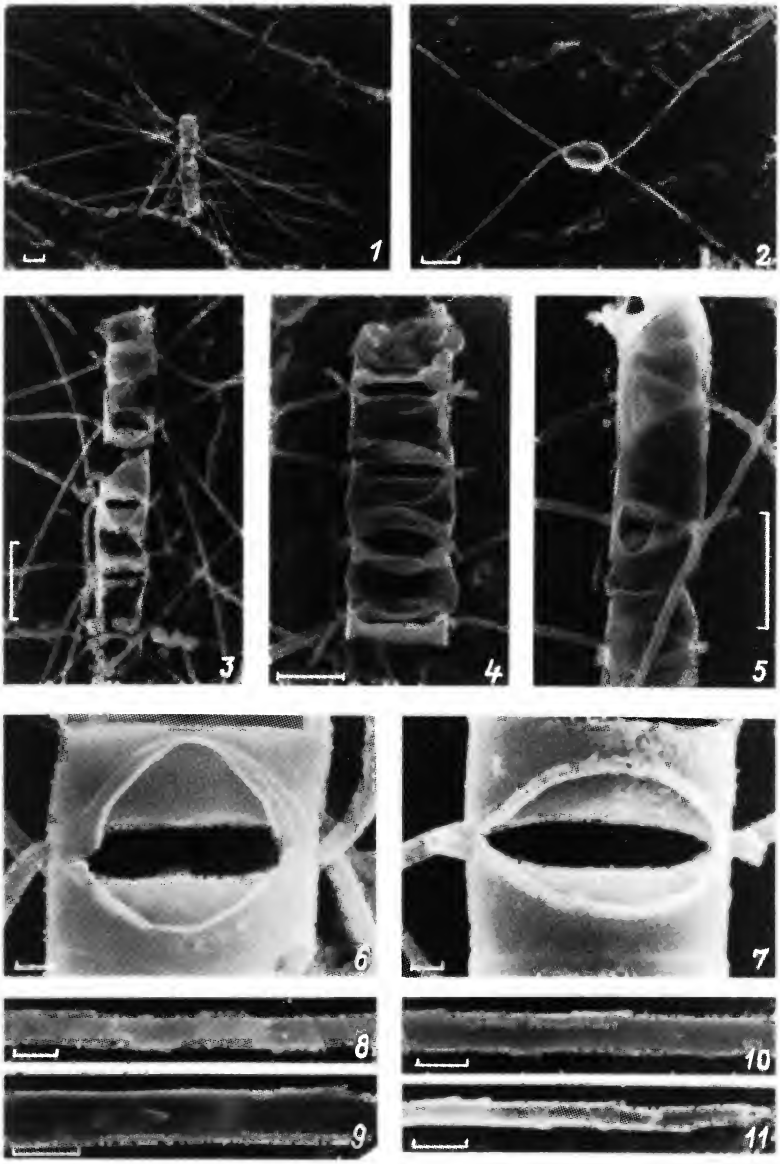


Таблица I. *Chaetoceros ingolfianus*. СЭМ.

1, *3—5* — различные цепочки (*4* — створка изнутри, направление щетинок, *5* — трехклеточная цепочка с двумя окнами, затянутыми материнской оболочкой); *2* — створка, общий вид; *6* — окно с двугубыми выростами в месте деления цепочки; *7* — окно другой формы, соединение щетинок, округлое сечение щетинок у основания; *8—10* — средняя часть щетинки со спиральным расположением шипиков (*9* — щетинка с двумя продольными рядами пор); *11* — кончик щетинки. Море Лаптевых. Масштабная линейка: *1—5* — 10 мкм, *6—11* — 1 мкм.

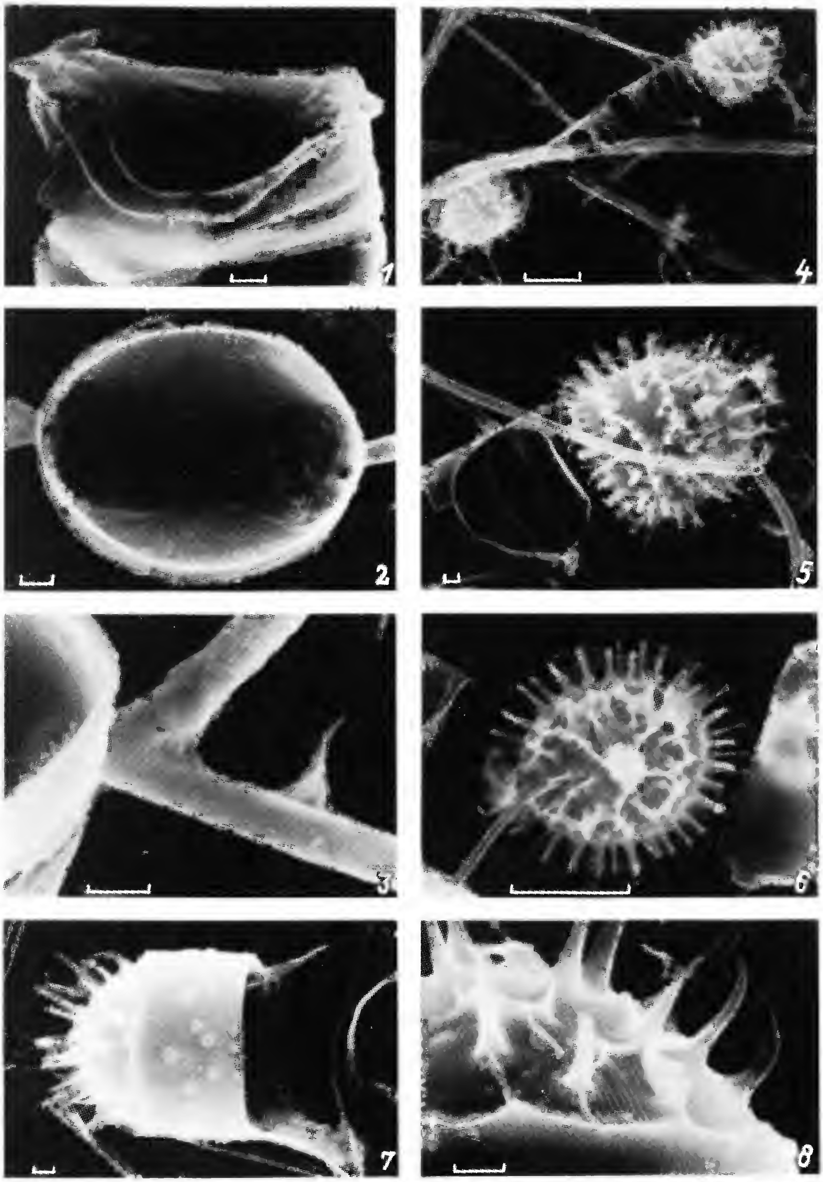


Таблица II. *Chaetoceros ingolfianus*. СЭМ.

1 — конечная створка с двугубым выростом; *2* — створка изнутри с радиальной структурой тонких ребер; *3* — соединение щетинок, щетинки спаяны; *4—8* — споры: (*4* — цепочка с двумя спорами; *5* — спора сбоку, шипы расположены горизонтальными рядами; *6* — спора сверху; *7* — спора с шипами на первичной створке и гранулами на загибе; *8* — ребровидная структура первичной створки). Море Лаптевых. Масштабная линейка: *1—3*, *4*, *7*, *8* — 1 мкм; *5*, *6* — 10 мкм.

К с. 81

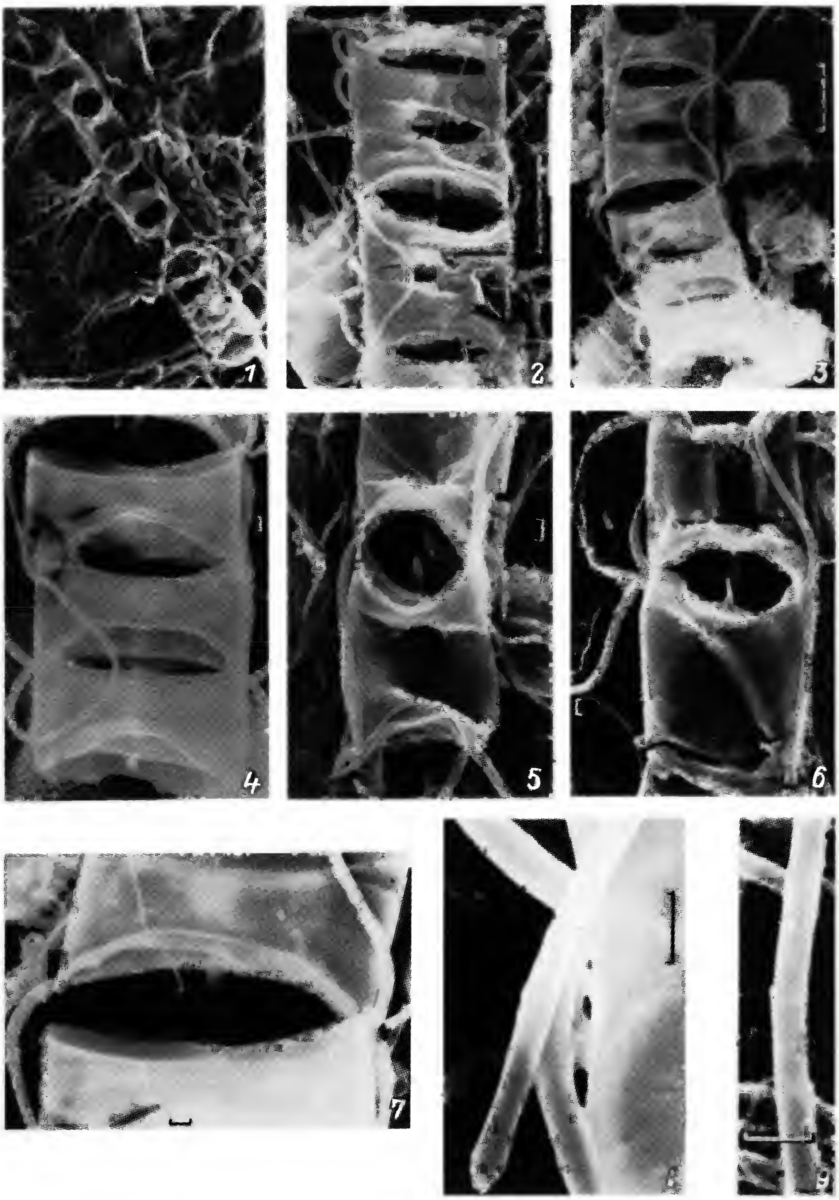


Таблица III. *Chaetoceros karianus*. СЭМ.

1—3 — различные цепочки; *4* — небольшая цепочка с двугубыми выростами, соединение щетинок и изгиб одной из них; *5* — два панциря с высоким окном и двумя двугубыми выростами; *6* — два панциря, направление щетинок; *7* — среднее окно с двугубыми выростами (цепочка, фиг. *3*); *8* — кончик конечной щетинки; *9* — средняя часть щетинки с шипиками. *1*, *2*, *5*, *6*, *8*, *9* — Карское море; *3*, *4*, *7* — Белое море. Масштабная линейка: *1—3* — 10 мкм, *4—9* — 1 мкм.

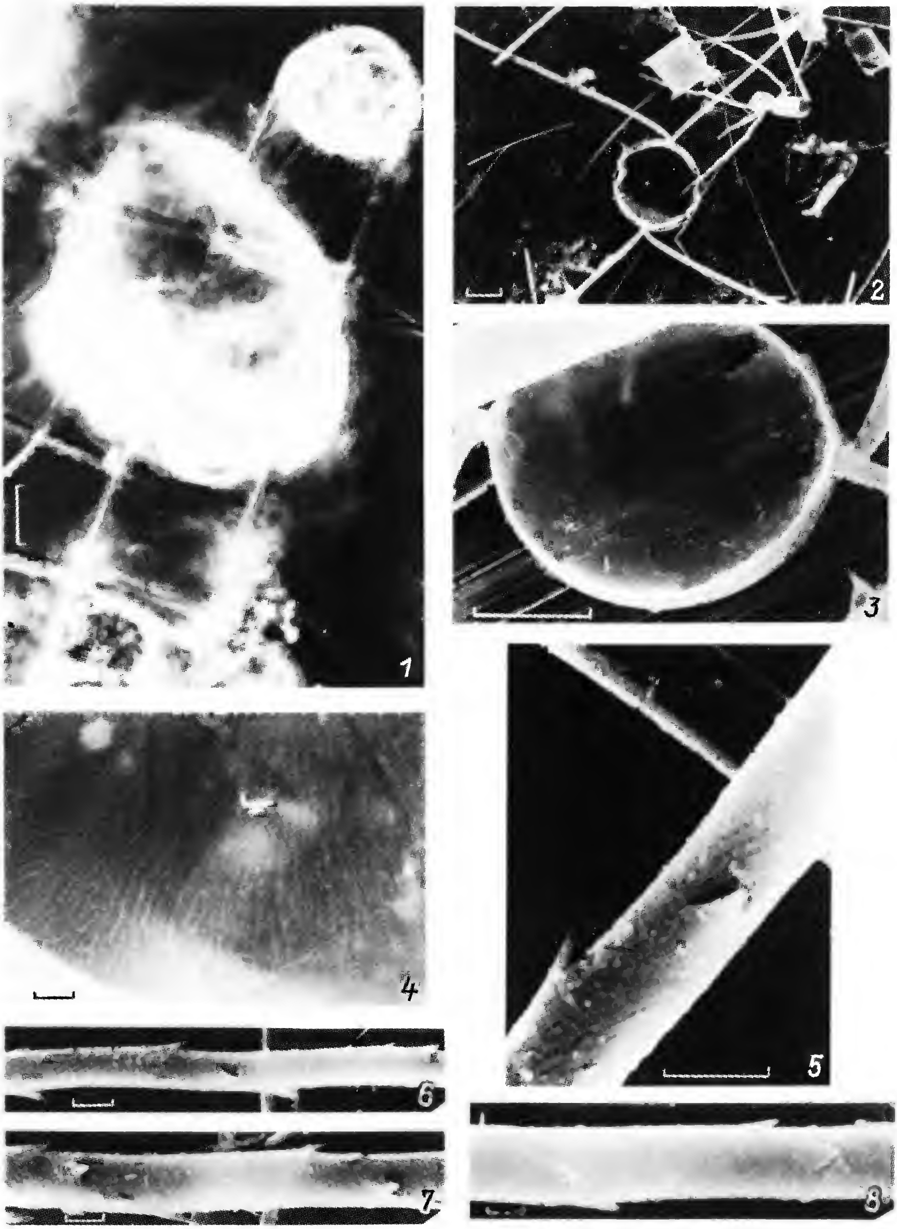


Таблица IV. *Chaetoceros teres*. (*1* — СМ, *2—8* — СЭМ).

1 — цепочка со спорами; *2* — створка с внутренней поверхности, направление щетинок; *3* — соединение щетинок; *4* — радиальная структура ребер на створке; *5—8* — щетинки (*5* — структура щетинки в средней части, направление перфорации, шипики; *6*, *8* — расположение шипиков в средней части щетинки; *7* — щетинка ближе к концу). *1*, *2*, *4*, *7* — море Лаптевых; *3*, *8* — Баренцово море. Масштабная линейка: *1—3* — 10 мкм, *4—8* — 1 мкм.

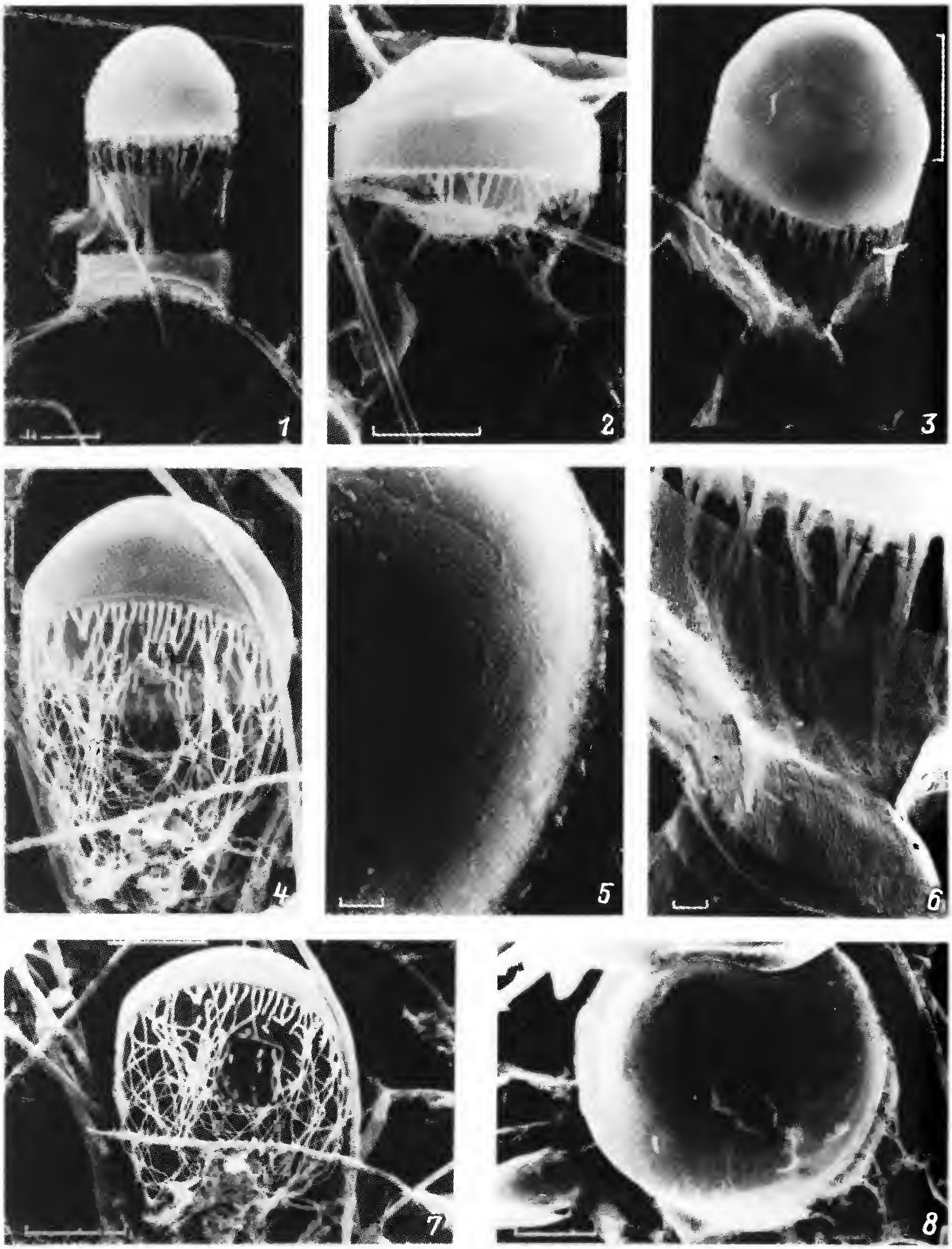


Таблица V. *Chaetoceros teres*, покоящиеся споры. СЭМ.

1 — спора с остатками панциря; *2* — молодая спора; *3* — спора в наклонном положении; *4*, *7* — структура вторичной створки; *5* — структура на загибе; *6* — структура волосков споры; *8* — первичная створка сверху. Море Лаптевых. Масштабная линейка: *1—4*, *7*, *8* — 10 мкм; *5*, *6* — 1 мкм.

Индек
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 9) Стр.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Особенности терминальной флоэмы листа у представителей семейства *Gentianaceae* 1
Оганезова Г. Г. Систематическое положение семейств *Trilliaceae*, *Smilacaceae*, *Herreriaceae*, *Tecophilaeaceae*, *Dioscoreaceae* и объем и филогения порядка *Asparagales* (по данным структуры семян) 9
Портениер Н. Н. Система географических элементов флоры Кавказа 26
Елина Г. А., Филимонова Л. В. Динамика растительности северо-запада Кольского полуострова в голоцене 34
Холод С. С. Фитоценотические ряды в растительном покрове острова Врангеля. 3. Моделирование ценотических перестроек при флуктуациях климата 56
Куркин К. А. Эколого-генетическая классификация и анализ пастбищных модификаций остепненных лугов Окской поймы 67

СООБЩЕНИЯ 80

Макарова И. В., **Гогорев Р. М.** Новые данные о морфологии четырех видов *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) 80
Михайлова Т. А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море 88
Котлова Е. Р. О возможной роли каротиноидов в адаптации зеленых водорослей и цианобактерий к существованию в условиях лишайникового симбиоза 103

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 115

Доуэльд А. Б. *Novikocarpus* (*Pachytestopsida*) и *Adenopterygium* (*Peltaspermopsida*) — новые родовые названия для ископаемых растений 115
Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) 116
Гончарова С. Б. О таксономии представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) российского Дальнего Востока. 2. Роды *Rhodiola* и *Orostachys* 120

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 129

Баранова О. Г. Новые и редкие растения Вятско-Камского междуречья 129
Катенин А. Е. Находка *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) в дальневосточном секторе российской Арктики 134

ИСТОРИЯ НАУКИ 138

Сытин А. К. Иоганн фон Бёбер (1746—1820), забытый петербургский коллектор . . . 138

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 148

Сафронова И. Н., Полозова Т. Г., Галанина О. В., Калибернова Н. М., Сумерина И. Ю. Татьяна Корнельевна Юрковская (к 70-летию со дня рождения) 148

Указатель новых названий растений 160

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 9. 1–160